

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 62

10

ОКТАБРЬ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД

1977

*Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год*

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Е. Г. Бобров, М. М. Голлербах, О. В. Заленский, Е. М. Лавренко (главный редактор), Д. В. Лебедев, Г. Г. Левин (секретарь), С. Ю. Липшиц, Б. Н. Норин (зам. главного редактора), В. М. Понятовская, Т. А. Работнов, В. И. Разумов, Л. Е. Родин, И. Д. Романов, А. К. Скворцов, В. Б. Сочава, А. Л. Тахтаджян, А. И. Толмачев, Ан. А. Федоров, Б. А. Юрцев, М. С. Яковлев (зам. главного редактора).

EDITORIAL BOARD

E. G. Bobrov, An. A. Fedorov, M. M. Hollerbach, E. M. Lavrenko (Editor-in-Chief), D. V. Lebedev, H. G. Levin (Secretary), S. J. Lipschitz, B. N. Norin (Associate Editor), V. M. Poniatovskaja, T. A. Rabotnov, V. I. Razumov, L. E. Rodin, I. D. Romanov, A. K. Skvortsov, V. B. Soczava, A. L. Takhtajan, A. I. Tolmatchev, M. S. Yakovlev (Associate Editor), B. A. Yurtsev, O. V. Zalensky.

УДК 581.9 (235.3)

Л. И. Малышев

КРИТЕРИИ ПОДРАЗДЕЛЕНИЯ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА И ОСОБЕННОСТИ ПОЯСНОСТИ В ГОРАХ СЕВЕРНОЙ АЗИИ

L. I. MALYSHEV. CRITERIA OF VEGETATION COVER SUBDIVISION
AND THE PECULIARITIES OF ALTITUDINAL ZONATION IN THE NORTH
ASIATIC MOUNTAIN COUNTRIES

В горах Северной Азии в идеальном случае развиты три основных (степной, лесной, альпийский) и два промежуточных (лесостепной и субальпийский) пояса растительности. Основные пояса отличаются типами растительности или классами формаций, промежуточные — их сочетанием. Рубеж между лесным и субальпийским поясами образует верхняя граница леса. В многоснежных и сильно нарушенных хозяйственной деятельностью человека горных странах субальпийский пояс значительно расширен за счет образования под ним полосы ложной субальпийской растительности. Прямой контакт степной и высокогорной растительности, как правило, не приводит к образованию промежуточных сообществ «тундростепи». Верхняя полоса альпийского пояса, образованная каменистой накипнотрава-тундрой, не может рассматриваться в качестве особого пояса холодных каменных «пустынь».

Сопоставление ботанико-географических данных для горных стран нередко затруднено неодинаковым пониманием и различным наименованием поясов растительного покрова разными авторами. Альпийский пояс иногда называют альпийской зоной или даже альпийской областью. Не унифицировано представление о нивальном поясе. Разный смысл вкладывается в термины «субальпийский пояс» и «высокогорная растительность». Большая неопределенность наблюдается при выделении степного и лесостепного поясов. Противоречивость говорит о несогласованности понятий и вызвана неодинаковым, субъективным подходом разных исследователей. Ниже излагается точка зрения автора статьи по этим вопросам, сформировавшаяся в результате изучения поясности растительности в ряде горных стран Северной Азии — Восточного Саяна, Станового нагорья, плато Путорана, района оз. Хубсугул в Монголии (Малышев, 1957, 1963, 1965, 1976; Высокогорная флора Станового нагорья, 1972; Природные условия и ресурсы Прихубсугулья в МНР, 1976).

Правомочно разделение растительного покрова в горах на пояса, смежные друг друга в вертикальном направлении. В свою очередь пояса могут быть разделены на вертикальные полосы растительности, нередко именуемые подпоясами. Различие в характере, наборе и последовательности вертикальных полос растительности и поясов в целом служит основанием для установления типов поясности (Станюкович, 1973; Тюлина, 1976).

Понятие «альпийская область» (Крылов, 1931) устарело. В современной биогеографии областями принято обозначать выделы районирования. Для полноценного ботанико-географического районирования горных стран желательно учитывать признаки растительного покрова всех поясов в совокупности. Районирование растительного покрова только высокогорий является односторонним, но допустимо, когда имеется в виду решение особых задач. Однако противопоставление друг другу растительных покровов отдельных поясов в качестве выделов районирования не-

правомочно. Более того, существует мнение, что равнины и соседние горы целесообразно объединять в единые ботанико-географические области (Лавренко, 1964).

В идеальном случае в Северной Азии представлены три основных пояса (степной, лесной, альпийский) и два переходных (лесостепной — от степного к лесному, субальпийский — от лесного к альпийскому). На основном протяжении Северной Азии на более или менее высоких хребтах развиты только лесной, субальпийский и альпийский пояса растительности. В ряде районов Южной Сибири может быть представлен также лесостепной пояс, который в Монголии, Туве и Хакасии, на южном и юго-восточном Алтае дополнен степным поясом.

Самый характерный признак каждого из основных поясов — преобладание определенных типов или классов формаций растительности: в степном поясе — степей, в лесном — лесов (хвойных или лиственных и хвойных), в альпийском — альпийских лугов и горных тундр. Поясам растительности в горах аналогичны зоны растительности на равнине: альпийскому поясу растительности — тундровая зона, субальпийскому — лесотундровая, лесному — лесная, лесостепному — лесостепная, степному — степная.¹ Однако эта аналогия не предполагает тождества. В любом случае различия горной (поясной) и равнинной (зональной) растительности сохраняются (Быков, 1954). Так, степи нередко представлены в горах петрофитными вариантами. Луговой тип растительности в равнинных и низкогорных условиях — интразональное явление (кроме ряда североатлантических и северотихоокеанских островов), в высокогорьях он представлен особым классом формаций альпийских и субальпийских лугов, это — поясное явление.

Для переходных поясов прежде всего характерны комплексность и повышенная мозаичность растительного покрова, находящая свое выражение в совмещении типов и классов формаций растительности, специфичных для соседних основных поясов. Промежуточные пояса не могут рассматриваться как экотон (соответственно как лесостепная или альпийско-лесная опушка). Они шире и представляют особый растительный ландшафт из сочетания двух или нескольких типов растительности, а не границу между двумя сообществами. Полосы растительности различаются главным образом господствующими формациями или группами формаций, но иногда классами формаций.

Поясность растительного покрова — выражение дифференциации его в зависимости от высоты местности. Широтным (зональным) положением гор и высотой участка определяется главным образом температурный режим, долготным (провинциальным) — в основном режим увлажнения. Но оба режима взаимосвязаны, что проявляется в океаничности и континентальности климата. В пределах единой горной системы велика пестрота климатических условий; она зависит от того, играют ли склоны хребтов роль экранов в улавливании насыщенных влагой воздушных масс или же находятся в дождевой тени. В пределах одного макросклона хребта вертикальные смены растительного покрова связаны с высотным температурным градиентом и различиями во влажности климата, которая, как правило, возрастает от нижних поясов к верхним, но в верхних частях высоких хребтов может снова уменьшаться.

При достаточной высоте гор верхним всюду является альпийский пояс, тогда как самый нижний соответствует зоне растительности, в которой расположены хребет или горная страна. Он является, следовательно, зональным поясом. Снижение уровня поясов на севере приводит при достаточной высоте гор к расширению альпийского пояса, а в его пределах — самой верхней полосы с преобладанием каменистой накишнолишайниковой тундры. Это

¹ Зоны растительности подразделяются на подзоны, различающиеся классами формаций растительности и рассматриваемые некоторыми исследователями как самостоятельные зоны. Подзонам соответствуют в горах полосы растительности, но аналогия здесь менее выражена, чем между зонами и поясами растительности.

обстоятельство по существу было главным основанием для выделения полосы каменистой накипнотравянистой тундры в особый «пояс» холодных каменных «пустынь» в горах севера Евразии (см. ниже).

Четкую границу между поясами трудно провести из-за пестроты экологических условий в горах и связанной с этим мозаичности растительного покрова. В пределах одного ската (макросклона) хребта на растительность влияют неравномерная крутизна и различия в экспозиции отдельных участков мезорельефа, неодинаковые условия стока осадков и грунтового увлажнения, различия в петрологическом составе, особенно если чередуются выходы карбонатных и кислых горных пород. Обобщенная схема вертикального распределения растительности неизбежно более проста и условна, чем выявленная в результате обследования конкретного профиля (трансекта).

Переход от степного пояса к лесостепному совершается постепенно, в виде континуума степной растительности. Основное различие между обоими поясами сводится к тому, что в степном поясе преобладают настоящие степные формации, в лесостепном — лугово-степные и лесные. Но на южных склонах в пределах лесостепного пояса в соответствии с правилом предварения могут быть развиты участки настоящей степной растительности, играющие в ландшафте подчиненную роль. Они являются в этом случае выражением экстрапоясной растительности в зональном лесостепном поясе. Мы не в праве выделять степной пояс, если горы расположены в лесостепной зоне. Но это не исключает выделения полосы с преобладанием настоящей степной растительности в пределах лесостепного пояса и самостоятельного лесостепного пояса в горных котловинах в подзоне северной тайги.

Граница между растительностью лесостепного и лесного поясов образована лесостепной опушкой. На конкретных участках макрорельефа она легко различима, но на вертикальной проекции ската хребта в целом имеет вид волнистой или ломаной линии, ниже которой преобладает степная растительность, выше — лесная. Лесная растительность — экстрапоясное явление в лесостепном поясе и интрапоясное — в степном.

Ненарушенная человеческой деятельностью верхняя граница леса — это в большинстве случаев одновременно и верхняя граница лесного пояса. Она представляет рубеж, за которым начинается растительность высокогорий. Нижний предел последней совпадает с изотермой июля ($8-9^{\circ}$ во влажном климате и 13° — в сухом континентальном (Станюкович, 1976). Далеко не всегда верхняя граница лесного пояса имеет вид лесной опушки, окаймленной зарослями субальпийских кустарников. На пологих склонах лес изреживается постепенно, и под его полог проникают синузии субальпийских кустарников уже в верхней лесной полосе. Условно можно считать, что редколесья (леса с сомкнутостью крон $0.3-0.4$) относятся к лесному поясу, тогда как редины (сомкнутость крон $0.1-0.2$) — к субальпийскому в связи с тем, что в них доминирует не древостой, а кустарниковый ярус или субальпийское высоко-травье.

Из-за обычной пересеченности рельефа на скатах хребтов верхняя граница лесного пояса представляет собой ломаную или извилистую линию. По долинам ручьев и речек луга и заросли субальпийских кустарников проникают в виде языков в глубь лесного пояса. Зато по разделяющим горные долины склонам лесная растительность поднимается выше «усредненной» границы леса. Нельзя согласиться с укоренившимся представлением, что по долинам рек лесная растительность поднимается в виде языков далеко в глубь высокогорий. В действительности наблюдается обратная закономерность: из-за условий дренажа, гравитационного стока в долины холодных масс воздуха и снежных наносов верхняя граница леса расположена на днищах долин ниже, чем на соседних склонах. Если же не принимать в расчет гипсометрические уровни и смотреть на границу леса сверху, то видно, что по склонам долин лес дальше, чем по крутым отрогам, проникает в сторону водораздельных гребней хребтов. Следова-

тельно, необходимо различать обстановку на горизонтальной и вертикальной проекциях хребта.

Верхняя граница лесного пояса — чрезвычайно важный экологический и ботанико-географический рубеж. В 1972 г. Комиссия по геоэкологии высокогорий Международного географического союза посвятила ей в г. Калгари (Канада) специальный симпозиум «Экология верхней границы лесного пояса» (Зими́на, 1975).

По ориентировочным подсчетам В. В. Сапожникова (1916), для гор Урала, Алтая, Джунгарского Алатау и Тянь-Шаня широтный градиент уровня верхней границы леса равен 100 м высоты на 1° широты. Удобным объектом для изучения зависимости уровня верхней границы леса от географической широты является Урал, протянувшийся на 2000 км почти в меридиональном направлении. Но только в северной половине хребта (на юге — до Денежкина Камня) хорошо развита высокогорная растительность. Градиент составляет там 103 и 105 м высоты на 1° широты (Горчаковский, 1975).

Показатели верхней границы леса могут быть определены как визуально, так и по топографическим картам (М. 1 : 100 000 и крупнее) и представлены графически в виде изогипсов. Под влиянием различных причин (см. ниже) верхняя граница леса может проходить ниже своего климатического (прежде всего термического) предела. По нашим наблюдениям, на плато Путорана климатическая верхняя граница леса проходит на высоте 400—750 м на юге этой горной страны (67—69° с. ш.), при невыраженности лесного пояса на высоте более 150—190 м на севере (70° с. ш.). На Становом нагорье (54—58° с. ш.) ее уровень — 1100—1600 м (Высокогорная флора Станового нагорья, 1972, рис. 6), в Восточном Саяне (51—55° с. ш.) — 1500—2100 м (Мальшев, 1965, рис. 7), в Гималаях Непала (27—30° с. ш.) — 4260 м (Bhargava, Kumar, 1976). Следовательно, градиент равен также около 100 м высоты на 1° широты.

На низких широтах градиент должен быть меньше, иначе под экватором высота даже наиболее значительных гор была бы недостаточной для развития высокогорной растительности. В действительности на горах Кения и Килиманджаро в экваториальной Африке альпийский пояс начинается на высоте около 3500 м (Hedberg, 1964). Местный ландшафт альпийского пояса напоминает параме северной высокогорной части Анд. Субальпийскому поясу там, вероятно, соответствует расположенная над верхней границей лесного пояса полоса мочажинной растительности.

Точное определение широтного градиента затруднено тем, что даже в пределах одной горной системы, на одинаковой широте уровень верхней границы леса сильно колеблется в зависимости от континентальности климата, в первую очередь от дневных температур в период вегетации (Schröter, 1926). Поэтому на окраинных хребтах с их повышенной влажностью климата граница леса может быть расположена значительно ниже, чем во внутренних частях больших горных систем. Разница уровней границы леса составляет в Восточном Саяне 600, на Становом нагорье — 400 м. Аналогично этому в Альпах разница климатических уровней верхней границы леса на периферии и в центре горной системы — 400—600 м (Walter, 1970). Вследствие этого обстоятельства уровень верхней границы леса — хороший показатель местных различий во влажности климата и может быть использован в качестве объективного критерия при ботанико-географическом районировании (Мальшев, 1965).

С точки зрения ботаника (не геоморфолога) высокогорья — это верхние части гор, занятые субальпийской и альпийской растительностью. Для разграничения высокогорий в этом смысле имеет значение уровень верхней границы леса, а не абсолютная высота гор.

Специфическая особенность субальпийского пояса — преобладание зарослей субальпийских кустарников и субальпийских лугов, а в местах с господством горно-тундрового ландшафта — кустарниково-моховой и кустарниково-лишайниковой тундры. В субальпийском поясе встречаются многие лесные и лугово-лесные виды растений. В районах с влажным кли-

матом на открытых местах субальпийского пояса могут быть развиты заросли черники. Их рассматривают иногда в качестве реликтов отступившей при подъеме гор лесной растительности (Тюлина, 1948). Такая точка зрения не бесспорна; надо принять во внимание, что при подъеме в горы обычно сначала дегенерирует ярус древесной растительности, затем кустарниковой и в последнюю очередь кустарниково-травяной. Следовательно, из-за более широкой экологической амплитуды синусии нижних ярусов леса способны в субальпийском поясе к автономному существованию и расселению.

Несмотря на способность ряда лесных и лугово-лесных растений произрастать в субальпийском поясе, в нем все же преобладают высокогорные виды. Как правило, его ширина меньше амплитуды вертикального распространения большинства встречающихся в нем видов растений. Поэтому можно говорить лишь о преимущественно субальпийских видах растений. Ими являются в основном некоторые ивы и другие высокогорные кустарники. Но они могут подниматься в альпийский пояс и спускаться в лесной. Типичный субальпийский кустарник — кедровый стланник *Pinus pumila*, образующий в восточных районах Северной Азии труднопроходимые заросли. По наблюдениям исследователей на хребте Сихотэ-Алинь, полоса из зарослей кедрового стланника в субальпийском поясе играет барьерную роль при проникновении альпийских растений в лесной пояс и, наоборот, лесных и лугово-лесных в альпийский. В горах Центральной Европы, на Апеннинском и Балканском полуостровах аналогом кедрового стланника является сосновый стланник *Pinus mugo*, распространенный в отличие от первого на склонах с карбонатными горными породами.

Среди травянистых растений и кустарничков приуроченность к субальпийскому поясу прослеживается труднее. Преимущественно в нем произрастает *Primula xanthobasis*, которая викарирует в альпийском поясе с *P. nivalis*. В некоторых случаях почти исключительно к субальпийскому поясу приурочены бадан *Bergenia crassifolia* и весенник *Shibateranthus sibirica*. Но в районах с благоприятным для них (влажным) климатом они могут быть встречены почти на всем протяжении гор (от лесного до альпийского пояса).

Наряду с высокогорными лугами, зарослями кустарников и кустарниковой тундрой для субальпийского пояса характерны древесные редины и отдельные группы угнетенных деревьев. Кроны лиственниц *Larix sibirica* и *L. gmelinii* и пихты *Abies sibirica* приобретают в нем юбочную форму. На участках стволов выше уровня снежного покрова прослеживаются последствия снеговой корразии. Кедр *P. sibirica* нередко растет тесными группами или продольными рядами, как бы прячась от ветра друг за друга, имеют тенденцию образовывать полустланиковую форму. Наряду с лиственницами они отличаются иногда флаговидными кронами. Субальпийский пояс в целом соответствует ярусу гор от верхней границы леса до верхнего предела распространения древесной растительности вообще (отдельные деревья, группы деревьев, редины, заросли крупных кустарников).

Переход от субальпийского пояса к альпийскому совершается постепенно, в виде континуума. Граница между этими поясами может быть проведена лишь условно. При переходе субальпийского пояса в альпийский в районах с альпийско-луговым ландшафтом кончается господство крупных кустарников, а высокотравные субальпийские луга с большой примесью лугово-лесных растений замещаются красочными средне и низкотравными альпийскими лугами, на которых преобладают альпийские виды растений. В районах с господством горно-тундрового ландшафта переход через условную границу между субальпийским и альпийским поясами знаменуется сменой кустарниково-лишайниковой и кустарниково-моховой тундры щебнистой лишайниковой, щебнистой кустарниковой или осоковой мохово-лишайниковой.

В качестве формального критерия для разграничения субальпийского и альпийского поясов растительности важно не проникновение в альпийский

пояс деревьев или групп деревьев, хотя отдельные низкорослые, весьма угнетенные деревца иногда могут наблюдаться также в альпийском поясе в качестве экстрапоясного явления. Луговая растительность мало значима для разграничения субальпийского и альпийского поясов. Ее развитию в высокогорьях благоприятствует повышенная влажность климата в сочетании с условиями хорошего дренажа. Однако лесная растительность сменяется высокогорно-луговой не сразу, а через полосу кустарниковой растительности. Поэтому высокогорные луга более развиты в верхней части субальпийского пояса, а также в нижней части альпийского. Она образует единую полосу субальпийско-альпийских лугов. К такому заключению впервые пришла Л. Н. Тюлина (1948) при изучении высокогорной растительности Баргузинского хребта.

В связи с тем, что субальпийский пояс — не основной, а переходный, его ширина в горах Северной Азии сравнительно небольшая — 40—200 (250) м по вертикали. Однако он шире в местах, где граница леса не климатическая, а оро-эдафическая и проходит ниже своего нормального уровня (например из-за распространения утесов или каменных россыпей), тогда как граница между субальпийским и альпийским поясами в основном климатическая и мало зависит от оро-эдафических условий.

В горах с повышенной влажностью климата (Агульские белки в Восточном Саяне, хребет Хамар-Дабан и др.) верхняя граница леса проходит ниже ее термического предела из-за образования мощных снежных наносов у подножья крутых склонов и в понижениях рельефа по днищам долин. Их позднее стаивание сокращает период вегетации ниже пределов, допускающих развитие лесной растительности. Мощность снега минимальна на крутых склонах и буграх посреди долин. Там перелески поднимаются местами до термальной границы лесного пояса. В результате в верхней лесной полосе возникает ландшафт из участков типичной лесной растительности в комплексе с высокотравными лугами и зарослями кустарников.

В Северной Азии фактическая верхняя граница леса соответствует в большинстве случаев лимитирующим климатическим факторам, но может временно понижаться под влиянием пожаров или определяться локальными оро-эдафическими условиями. В густо населенных горных странах с мягким климатом (Европа, Кавказ, Японские острова) верхняя граница леса смещена книзу под влиянием антропогенных факторов. Субальпийский пояс там расширен и состоит соответственно из верхнего эусубальпийского и нижнего псевдосубальпийского подпоясов. В многоснежных районах образование последнего облегчено наличием природного комплексного лесного и субальпийского ландшафтов в верхней лесной полосе, этому также способствуют снежные лавины, которые периодически вызывают в верхней лесной полосе уничтожение леса и его замену луговой лесной растительностью. В случаях временного сведения леса понятия «верхняя граница леса» и «верхняя граница лесного пояса» не тождественны.

При развитии ложного субальпийского ландшафта субальпийский пояс может достигать ширины 500—600 м по вертикали. Так, в Швейцарских Альпах он расположен на высоте 1700—2300 м (Favarger, 1962), в горах Македонии — на высоте (1800)2000—2500 м (Гребенщиков, 1960). Швейцарские ботаники нередко включают в него потенциальную верхнюю полосу лесного пояса, занятую темнохвойным лесом, так как иначе трудно определить верхнюю границу лесного пояса при его нарушении антропогенными и локальными физическими факторами. В конечном итоге европейские и японские ботаники, с одной стороны, и сибирские, с другой, часто по-разному трактуют субальпийский пояс, что затрудняет количественное сопоставление относящихся к нему флористических данных.

Альпийские луга, кустарниковая, осоковая, лишайниковая и моховая тундра замещаются в верхней части альпийского пояса каменистой

накипнолишайниковой тундрой с редкими цветковыми растениями. Эту верхнюю полосу альпийского пояса некоторые исследователи выделяют в особый снежный (нивальный) пояс. Считается, что он начинается за климатической линией вечных снегов (перелетовывающих снежников). Эта разграничительная линия может быть определена лишь условно, так как зависит от ряда факторов местного значения. На высочайшей в Восточной Сибири горе Мунку-Сардык (3492 м) она проходит на уровне около 3000 м. В ботанико-географическом отношении выделение верхней части альпийского пояса в особый снежный «пояс» не обосновано прежде всего потому, что линия вечных снегов — это климатический, а не ботанический критерий.

Было предложено также назвать верхнюю полосу альпийского пояса, населенную в основном накипными лишайниками, поясом холодных каменных «пустынь» (Куваев, 1961 и др.). Имелось в виду, что этот «пояс» свойствен горным странам севера Евразии и является аналогом полярных (арктических или холодных) «пустынь». Однако термин «пустыня», если его использовать без особых оговорок, предполагает зональную разреженную растительность, развитую в условиях весьма сухого и знойного летнего климата. Кроме того, остается открытым вопрос, почему «пояс» холодных каменных «пустынь» свойствен только северу Евразии и чем замещен на более низких широтах? Занятая литофильными накипными лишайниками верхняя полоса альпийского пояса — не узкорегionalное явление и не может быть выделена в особый пояс (Юрцев, 1964). Она лишена специфических особенностей, кроме негативных, таких как разреженность фитоценозов, преобладание накипных лишайников, обедненность состава цветковых растений. Особые виды цветковых растений здесь отсутствуют. Развитие эпилитных лишайников никак не является особенностью этого яруса гор: покрытые накипными лишайниками каменные россыпи (курумники) и скалы обычны также в средних и нижних частях альпийского пояса, нередко в субальпийском и местами встречаются в лесном поясах.

Как показал А. И. Толмачев (1948), в северном полушарии представлены по крайней мере шесть основных типов высокогорных ландшафтов: альпийский, гольцовый, нагорно-ксерофитный, нагорно-степной, высокогорно-пустынный и páрамо. Высокогорья Северной Азии представляют гольцовый и в меньшей мере альпийский ландшафты. Уместно напомнить, что жители Восточной Сибири и советского Дальнего Востока называют местные высокогорья гольцами (в смысле «голые») из-за преобладания открытых каменистых мест — каменных россыпей, осыпей, утесов и скал. В ботаническом отношении для гольцов наиболее характерна горно-тундровая растительность. По господству горно-тундрового (гольцового) ландшафта большинство хребтов Сибири отличается от Альп, Кавказа и других классических мест изучения растительного покрова высокогорий с альпийско-луговым ландшафтом. С учетом этого исследователи Северной Азии, включая автора настоящей статьи, нередко выделяли гольцовый и подгольцовый пояса вместо альпийского и субальпийского. Однако такая практика не бесспорна, если принять во внимание, что при этом невольно допускается отождествление всего ландшафта с поясным делением высокогорий. На наш взгляд, региональные отличия растительности (в данном случае — альпийско-луговой и горно-тундровой) все же не являются достаточным основанием для отказа от классических названий поясов. В высокогорьях Сибири альпийско-луговой ландшафт не везде замещен горно-тундровым и возможно совмещение обоих ландшафтов даже на сравнительно небольшой территории (иногда в разных частях одного хребта, например на Тункинском или Баргузинском). В этих случаях было бы правомочно говорить о гольцово-альпийском и подгольцово-субальпийском поясах, что означает в конечном итоге объединение понятий.

Господство горно-тундрового и альпийско-лугового ландшафтов зависит не только от общей океаничности или континентальности климата,

но и весьма значительно — от местного распределения атмосферных осадков. Поэтому уместно говорить о принадлежности представителей высокогорной флоры к гигридам, мезидам или аридам (Высокогорная флора Станового нагорья, 1972) вне прямой связи с океаническим, субконтинентальным или континентальным складом ареала.

Горная тундра в типичном выражении (не накипнотрапезниковая каменистая тундра) находится в Южной Сибири и Монголии у южного предела распространения (Сочава, 1956). Во влажных южных районах Сибири она замещается разнотравными красочными альпийскими и субальпийскими лугами, а в континентальных по климату южных районах — луговой тундрой с господством *Carex bigelowii* s. l., а также низкотравными ковыльково-кобрезиевыми и кобрезиевыми лугами (*Ptilagrostis mongholica*, *P. junatovii*, *Kobresia myosuroides*, *K. simpliciuscula* и др.), последние более свойственны высокогорной растительности Центральной Азии, как и представленная в высокогорьях Сибири жизненная форма подушковидных растений (*Rhodiola quadrifida*, *Paraquilegia microphylla*, *Potentilla biflora*).

Обращает на себя внимание большое физиономическое сходство альпийско-лугового ландшафта в разных регионах в пределах умеренной зоны северного полушария, например в случае Агульских белков в Восточном Саяне, северного склона Большого Кавказского хребта в пределах Тебердинского заповедника и северо-западной части США (п-ов Олимпик и гора Рейньер). Но при тождестве аспекта сообществ и жизненных форм растений имеются значительные различия в видовом и даже родовом составе флоры.

Большие различия высокогорных флор зависят от изолированности отдельных горных систем, а внутри их — от изолированности высокогорий на отдельных хребтах растительностью нижних поясов гор. Это приводит к усилению явлений эндемизма. Судя по обилию видов с циркумполярным распространением, арктические флоры значительно однообразнее, чем высокогорные. В то же время наблюдается сходство флоры и растительности арктической зоны и высокогорий Северной Азии вплоть до того, что в Арктике растительный покров альпийского пояса приобретает зональный характер, тогда как ближе к экватору он существенно меняется. Как отражение этого на плато Путорана, расположенном в полосе северной тайги и лесотундры южнее п-ова Таймыр, собственно высокогорная флора, образованная комплексами альпийских и аркто-альпийских видов, состоит из растений с аркто-альпийским ареалом на 91 %, на находящемся значительно южнее Становом нагорье — только на 63 %, а в горах Южной Сибири (в частности в Восточном Саяне) — лишь на 46 %. Общность видового состава Арктики и высокогорий Северной Азии объясняется не только некоторым сходством климатических условий, но также благоприятными условиями для обмена видов по великому транс-азиатскому горному пути во время плейстоценовых похолоданий климата (Высокогорная флора Станового нагорья, 1972).

Исследователи уже предостерегали от преувеличения сходства климатических условий в Арктике и в расположенных южнее высокогорьях. Сходство заключается в суровости температурного режима, которая, однако, выражена по-разному. В Арктике при почти непрерывном солнечном освещении летом суточные колебания температуры невелики, но зато период вегетации непродолжителен. В высокогорьях Северной Азии летом больше разница между температурами дня и ночи. В альпийском поясе у экватора она еще более выражена и компенсируется незначительностью сезонных колебаний климата. Вследствие этого вегетация возможна там круглый год, но по ночам приостанавливается из-за уменьшения температуры до 0° и ниже.

С учетом зональности мы вправе ожидать, что в горах на более низких географических широтах будет больше поясов растительности, чем на высоких широтах, а ширина поясов соответственно должна уменьшаться. В действительности сужение разных поясов происходит непропорцио-

нально и зачастую приводит к невыраженности средних из них. Так, в горах с сухим климатом (юго-восточный Алтай, отдельные районы Монголии и Тувы) лесной пояс слабо выражен и может полностью выклиниваться. Тогда лесостепной пояс переходит непосредственно в субальпийский, а лесная растительность может быть не развита.

Мнение о родстве зональной степной и тундровой растительности (Nehring, 1890) не подтверждено фактическими данными (Городков, 1939). Вместе с тем высказано предположение о существовании тундро-степного ландшафта на Средне-Сибирском плоскогорье в конце плейстоцена (Реввердатто, 1960). В этой связи представляет интерес вопрос о взаимоотношении степной и высокогорной, особенно горно-тундровой, растительности: имеет место контакт в виде экотона или образование промежуточных сообществ в случае невыраженности лесного пояса?

По нашим и А. А. Чепурнова наблюдениям в 1975 г., на обращенном к оз. Хубсугул южном скате горного массива Мунку-Сардык в Монгольской Народной Республике развиты три пояса растительности: лесостепной (1645—2100 м), субальпийский (2100—2200 м) и альпийский (2200—3492 м). В лесостепном поясе преобладают редкие леса из *Larix sibirica* с травяным покровом, в котором доминирует *Kobresia myosuroides*. Остепнение усилено в нижней (приозерной) полосе (обилие *Stipa krylovii*, *Rhaponiticum uniflorum*, *Echinops latifolium*). В средней полосе на сравнительно пологих склонах лесистость наибольшая. Примесь к лиственнице образуют кедр, осина и береза *Betula platyphylla*, но моховой покров не выражен, а в травяном покрове почти отсутствуют таежные виды (в частности вейники). Вместо лесной осоки *Carex macroura*, как и в нижней полосе, представлен родственный лесостепной вид *C. pediformis*. Верхняя полоса лугово-степная. Склоны здесь крутые, и лиственничные перелески сохраняются лишь по лощинам и на выровненных поверхностях. В травостое обычны *Festuca lenensis* (incl. *F. albifolia*), *Potentilla sericea* и *P. crebri-dens* (с образованием помесей между ними), *Arenaria meyeri*, *Silene jensseensis*, *Androsace incana*, а наряду с ними *Amblynotus rupestris*, *Pulsatilla ambigua* и другие горно-степные растения.

В субальпийском поясе луговая степь замещена отундровелым низкотравным криоксерофитным субальпийским лугом; при этом переходная полоса между поясами узкая (не более 20—30 м по вертикали). С представителями верхней полосы лесостепного пояса викарируют в травостое соответственно *Festuca ovina* и высокогорные растения: *Potentilla nivea*, *Arenaria formosa*, *Silene chamarensis*, *Androsace bungeana*; обычны также *Ptilagrostis mongholica*, *Saussurea schanginiana*, *Dryas oxyodonta* и др.

В альпийском поясе нижняя полоса представлена в основном щебнистой кустистолишайниковой тундрой. Выше ее, вплоть до ледников, преобладают гранитные россыпи, скалы, утесы и осыпи. Показательно, что типичное таежное растение *Pyrola asarifolia* (*P. incarnata*) обнаружено в долине ручья в нижней полосе альпийского пояса, а не в лесостепном поясе, где экологические условия для нее оказались менее благоприятными.

В случае горного массива Мунку-Сардык видно, что при контакте лесостепного и субальпийского поясов сообщества типа «тундростепь» не образуются. Экотон между растительностью обоих поясов узкий; происходит замещение луговой степи криоксерофитным субальпийским лугом, а не горной тундрой. Викаризм некоторых видов растений в лесостепном и субальпийском поясах свидетельствует о вертикальной дифференциации некоторых представителей флоры горной луговой степи и низкотравного отундрованного субальпийского луга из общих филогенетических корней, но вне прямой связи с горной тундрой.

В современном растительном покрове изученных нами высокогорных районов не известны случаи образования промежуточных тундростепных сообществ. Зато возможно нахождение в лесостепном ландшафте аркто-альпийских растений. Так, в степи на западном побережье оз. Байкал в районе о. Ольхон (равно как в некоторых других местах Сибири) обнаружены высокогорные виды растений, которые могут рассматриваться

как реликты растительности ледникового периода. Каменистость субстрата и общие суровые климатические условия благоприятствуют их сохранению. Недаром М. Г. Попов (1957) охарактеризовал растительность Приольхонья как психростепь. Во всех случаях высокогорные растения встречаются там не в составе типичных степных формаций, а как инородные элементы в особых местообитаниях: на скалистых склонах, сухих старых галечниках, холодных прибрежных утесах (мыс Хобой на северной оконечности о. Ольхон). На полузадернованных щебнистых известняковых осыпях и на скалистых местах в нескольких пунктах (бухта Ая, мыс Зугдук и др.) обнаружена *Dryas sumnevicii*. Она образует фрагменты тундрового сообщества и не входит в состав типичных степных ценозов. Следовательно, имеет место мозаичность степной и горно-тундровой реликтовой растительности переходного типа. Гипотетическую «тундростепь» здесь можно рассматривать, вероятно, лишь как комплексный ландшафт из сочетания тундровой и степной растительности, а не как особый промежуточный тип растительности.

На индигирском склоне горного узла Сунтар-Хаята в восточной части Якутии, исследованном Б. А. Юрцевым (1964), настоящие горно-тундровые формы в степных группировках отсутствуют, появляясь лишь у верхнего предела распространения степных формаций (1600 м и выше); в приледниковой полосе тундровые группировки развиваются в непосредственном соседстве со степными, но в более холодных местах, при этом тундровые виды растений почти не заходят на степные участки, так что степные сообщества с участием горно-тундровых видов привязаны к довольно узкой полосе, в основном выходящей за пределы распространения лиственничных редий и редколесий.

Особый интерес представляет нахождение реликтовых степных (или степеподобных) сообществ в тундровой зоне — в континентальных по климату районах Западной и Центральной Чукотки и в межгорных впадинах бассейна р. Амгуэмы (Юрцев, 1974). Наряду с ними, но несколько шире на Чукотке распространены также тундро-степные сообщества с господством степных (в расширенном понимании) и аркто-альпийских растений. В этом случае наблюдается не только образование комплексного тундро-степного ландшафта, но также промежуточного тундро-степного типа растительности, связанного преемственно с растительным покровом холодноаридной эпохи позднего плейстоцена.

Судя по накопленным к настоящему времени данным, в лесной и лесостепной зонах прямой контакт степной и высокогорной растительности, как правило, не приводит к образованию промежуточных сообществ «тундростепи».

Выражаю глубокую признательность Б. А. Юрцеву за высказанные при просмотре рукописи ценные замечания.

ЛИТЕРАТУРА

- Быков Б. А. (1954). О вертикальной поясности в связи с общим законом зональности. Вестн. АН КазССР, 8 (113). — Высокогорная флора Станового нагорья. (1972). — Городков Б. Н. (1939). Есть ли родство между растительностью степей и тундр? Сов. бот., 7, 6—7. — Горчаковский П. Л. (1975). Растительный мир высокогорного Урала. — Гребенников О. С. (1960). О растительности высокогорий Югославской (Вардарской) Македонии. Пробл. бот., 5. — Зиминая П. В. (1975). Комиссия по геоэкологии высокогорий. В кн.: XXII Междунар. географ. конгресс в Канаде, Монреаль. — Крылов П. Н. (1931). Фито-статистический очерк альпийской области Алтая. Изв. Томск. отд. Русск. бот. общ., 3, 1—2. — Куваев В. Б. (1961). К выделению пояса холодных каменных пустынь в горах севера Евразии. Бот. ж., 46, 3. — Лавренко Е. М. (1964). Типы вертикальной поясности растительности в горах СССР. В кн.: Современ. пробл. геогр. — Малышев Л. И. (1957). Вертикальное распределение растительности на побережье северного Байкала. Изв. вост. филиалов АН СССР, 10. — Малышев Л. И. (1963). Растительность Восточного Саяна в пределах Бурятской АССР. Научн. чтения памяти М. Г. Попова, 5. — Малышев Л. И. (1965). Высокогорная флора Восточного Саяна. — Малышев Л. И. (1976). Флористические исследования на плато Путорана. В кн.: Флора Путорана. — Попов М. Г. (1957). Степная и скальная флора западного побережья Байкала. Тр. Байкальск. лимнолог. станции, 15. — П р и р о д-

ные условия и ресурсы Прихубсугулья в МНР. (1976). — Ревердатто В. В. (1960). Ледниковые и степные реликты во флоре Средней Сибири в связи с историей флоры. Научн. чтения памяти М. Г. Попова, 1—2. — Сапожников В. В. (1916). У верхней черты растительности. В кн.: Сборник, посвященный К. А. Тимирязеву его учениками. — Сочава В. Б. (1956). Закономерности географии растительного покрова горных тундр СССР. В кн.: Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. — Станюкович К. В. (1973). Растительность гор СССР. — Станюкович К. В. (1976). Географические закономерности распределения высокогорной растительности в горах Советского Союза (Северной Евразии). В кн.: Высокогорная геоэкология. — Толмачев А. И. (1948). Основные пути формирования растительности высокогорных ландшафтов северного полушария. Бот. ж., 33, 2. — Тюлина Л. Н. (1948). Материалы по высокогорной растительности Баргузинского хребта. Землеведение, 2 (42). — Тюлина Л. Н. (1976). Влажный прибайкальский тип поясности растительности. — Юрцев Б. А. (1964). Ботанико-географический очерк индигирского склона горного узла Сунтар-Хаята (Восточная Якутия). В кн.: Растительность СССР и зарубежных стран («Геоботаника», 16). — Юрцев Б. А. (1974). Степные сообщества Чукотской тундры и плейстоценовая «тундростепь». Бот. ж., 59, 2. — Bhargava A. K., S. Kumar. (1967). Review of phytogeographical studies in Nepal Himalayas. Indian Forester, 102, 1. — Favarger C. (1962). Flore et végétation des Alpes, 1; Étage Alpin. — Hedberg O. (1964). Études écologiques de la flore afroalpine. Bull. Soc. roy. bot. Belgique, 97. — Nehring A. (1890). Über Tundren und Steppen der Jetzt- und Vorzeit. — Schröter K. (1926). Das Pflanzenleben der Alpen. 2 Aufl. — Walter H. (1970). Vegetationszonen und Klima.

Центральный сибирский ботанический сад
СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 21 II 1977.

S U M M A R Y

The three main belts of North Asiatic mountain vegetation (steppe, forest and alpine) differ from each other in specific types of vegetation, whereas the intermediate belts (forest-steppe, subalpine) exhibit combinations of these types. The false subalpine sub-belt is formed below the true subalpine vegetation zone in countries with abundant snowfalls, or subjected to human activities since ancient times. The direct contacts of mountain steppe and alpine vegetation usually do not result in the formation of intermediate «tundra-steppe» communities. The stony upper horizon within the alpine belt, occupied by crustaceous lichen tundra, can not be regarded as a special frigid stony desert belt.

УДК 581.3 (574)

П. В. Шилин

РАЗВИТИЕ ПОЗДНЕМЕЛОВОЙ ФЛОРЫ КАЗАХСТАНА

P. V. SHILIN. DEVELOPMENT OF LATE CRETACEOUS FLORA
OF KAZAKHSTAN

Обсуждаются результаты исследования поздне меловых флор Казахстана. Дается краткая характеристика флор сеномана, турона и сенона, подчеркиваются особенности развития каждой из них и на этой основе делаются выводы о климате Казахстана в поздне меловое время; предлагается ботанико-географическое районирование.

Систематическое изучение поздне меловых, главным образом туронских и сенонских, флор проводится в лаборатории палеобиологии Института зоологии АН КазССР начиная с 1963 г. В результате собран большой палеоботанический материал из многих известных и вновь открытых местонахождений.

В республике в настоящее время известно более 45 местонахождений с остатками поздне меловых растений, расположенных в основном в западной, южной и центральной частях ее.

В составе поздне меловой флоры Казахстана определено более 300 видов; из них папоротников — 15, цикадофитов — 3, гинкговых — 1, хвойных — около 35 видов, цветковых — более 250. Последние представлены почти исключительно древесными и кустарниковыми формами двудольных. Однодольные практически не известны.

Наиболее древние поздне меловые флоры — сеноманские — известны с территории Западного Казахстана (Вахрамеев, 1952), Центрального Казахстана и Приаралья. Выходы отложений с остатками сеноманских растений встречаются в основном по берегам пересыхающих и сухих русел — саев: Кульденентемир, Жарык, Теректысай, Кокпектысай, Талдыэспесай, Таскура и др.

В сеноманское время западная и юго-западная части территории современного Казахстана были охвачены морской трансгрессией. Море постепенно с длительными остановками распространялось на север и восток.

В составе флоры сеномана¹ встречено 9 видов папоротников из родов *Gleichenia*, *Asplenium*, *Onychiopsis*, *Cladophlebis*, *Sphenopteris*. Цикадофиты *Nilssonia*, *Otozamites*, *Zamites* определены во флоре Кульденентемира (остатки листьев первого рода известны, кроме того, и в местонахождении Коктобе). В Кокпектысае собраны отпечатки листьев *Ginkgo* ex gr. *adiantoides* (Ung.) Heer.

Хвойные пользуются более широким распространением. Это в основном отпечатки таксодиевых (побеги различных видов *Sequoia*, *Glyptostrobus*). Сосновые (*Picea*, *Pinus*) представлены остатками шишек, их чешуями, хвоей. Известны кипарисовые: *Cyparissidium gracile* Heer, *Widdringtonites reichii* (Ett.) Heer.

¹ Обоснование возраста каждой из рассматриваемых флор (сеноманской, туронской и сенонской) дано в работе автора, опубликованной ранее (Шилин, 1975а).

Преобладают в составе сеноманской флоры покрытосеменные, составляющие около 70% от общего количества видов, среди которых известны как сравнительно узколистные деревья и кустарники (*Magnolia*, *Laurophyllum*, *Myrica*, *Paliurus*, *Diospyros*, *Ziziphus* и др.), так и крупнолистные формы, в основном представители семейства *Platanaceae*. Особенно богата сеноманская флора платанами. Отпечатки их листьев доминируют среди остатков других растений. В некоторых местонахождениях, например Музбель, они составляют 100% от общего количества отпечатков. Наиболее обильны среди платанов остатки европейского вида *Platanus pseudoguillelmae* Krass.² [ранее это растение описывалось в основном как *P. cuneifolia* (Bronn) Vachr., а также как *P. cuneifolia* Bronn f. *pseudoguillelmae* Krass.]. Вместе с платановыми в сеноманских флорах встречаются и другие формы с крупной широкой листовой пластинкой (виды родов *Menispermities*, *Cissites*, *Aralia*). Благодаря обилию платанов казахстанские флоры известны в палеоботанической литературе как «платановые» флоры (Корнилова, 1966). В. А. Вахрамеев (Вахрамеев и др., 1970) отмечает, что в районах современного Северного Приаралья, Примугоджарья, Среднего и Южного Урала преобладали платановые леса, а Т. Н. Байковская (1956) выделяет их как одну из формаций позднемиоценовых флор Северной Азии.

В настоящее время автором получены данные, позволяющие сделать некоторые дополнения к сложившимся представлениям о сеноманских флорах Казахстана. Исследованиями последних лет установлено, что в некоторых местонахождениях Центрального Казахстана преобладают отпечатки листьев не платанов, а *Cissites*. Так, например, в известном с начала текущего столетия местонахождении Талдыэспесай (Смирнов, 1914) отпечатки листьев нескольких видов *Cissites* так обильны и плотно наслонены друг на друга, как в других местонахождениях это наблюдалось только в отношении платанов. В этом местонахождении встречаются также и единичные отпечатки *Platanus*.

Меловой возраст отложений Талдыэспесая впервые установил А. В. Ярмоленко (1935) на основании того, что собранный там ранее и описанный Н. А. Смирновым (1914) отпечаток листа принадлежит не *P. aceroides* Smirn. (non Goerr.), а *Cissites kryshstofovicianus* Jarm. Однако Ярмоленко не имел возможности отнести эти отложения к какому-либо ярусу меловой системы. Изучение коллекций, хранящихся в лаборатории палеобиологии Института зоологии АН КазССР, показало, что остатки *C. kryshstofovicianus*, обильные в Талдыэспесая, довольно обычны в континентальных осадках сеномана известного местонахождения Тасаран в Северном Приаралье. Флоры Талдыэспесая и Тасарана сближает также наличие других общих видов, особенно многочисленные остатки различных *Dalbergites*.

В туроне произошла новая, более обширная, чем в сеномане, морская трансгрессия, в результате которой территория Западного и большей часть Южного Казахстана, пониженные участки Приаралья и Тургайского прогиба оказались покрытыми морем. Местонахождения с остатками туронских растений встречаются несколько восточнее линии сплошного распространения морских осадков сеномана. Богатейшие местонахождения Кызылжар, Канказган и другие менее богатые местонахождения известны в Южном, а также в Центральном Казахстане (Белеуты, Буланты, Котансор).

Туронская флора Казахстана сохраняет в основном черты, характерные для сеноманской флоры. Вместе с тем она несет следы перестройки, так как ей присущи особенности, отличающие ее от сеноманской. В целом состав туронской флоры богаче сеноманской. Однако папоротники представлены в ней только 3 видами родов *Asplenium*, *Kirchnera*, *Adiantopteris*. Во флоре нет представителей цикадофитов и гинкговых, а среди хвойных нет того разнообразия, которое наблюдалось в сеномане. Из хвойных

² Виды платанов здесь и далее понимаются в том объеме, который принят в сводке «Ископаемые цветковые растения СССР» (1974).

известны *Sequoia heterophylla* Velen., *Glyptostrobus groenlandicus* Heer, *Cyparissidium gracile* Heer, *Protophyllocladus polymorphus* (Lesq.) Berry. Единичные отпечатки отдельных филлокладиев последнего вида были встречены до наших исследований в Быртамаре и Кызылжаре. Обильные остатки их в Канказгане характеризуют почти все многообразие размеров и формы филлокладиев, известных в палеоботанической литературе.

Основу флоры турона составляют цветковые растения, которым принадлежит более 80 % видов. Отпечатки их преобладают в коллекциях. Среди цветковых много крупнолистных представителей, особенно видов *Platanus*. Однако роль платанов в туронской флоре более скромна по сравнению с сеноманской. Остатки платанов хотя и встречаются в значительном количестве, но не в таком обилии, как в сеноманских местонахождениях.³ Характерным для флоры турона является усиление значения в ней покрытосеменных, представленных деревьями и кустарниками с узкой или мелкой пластинкой листа. Им принадлежит значительно более половины всех видов. Они занимают ведущее положение в составе флоры, что, естественно, определяет ее экологический облик или тип. Среди них встречаются роды и виды, известные в сеноманских флорах (*Magnolia*, *Dalbergites*, *Diospyros*, *Ziziphus* и др.), вместе с тем много форм, появляющихся впервые в туроне: *Laurus plutonia* Heer, *Persea sternbergii* Velen., *Daphnophyllum* sp. cf. *D. fraasii* Heer, *Cocculus extinctus* Velen., *Ficus* sp. cf. *F. krausiana* Heer, *F. daphnogenoides* (Heer) Berry, *Myricophyllum* cf. *glandulosum* Velen., *Andromeda parlatorii* Heer, *Sapindus apiculatus* Velen. и др. Во флоре турона отмечаются и другие узколистные формы, характерные только пока для Казахстана, которые представлены несколькими видами, установленными ранее в сеноманской флоре Северо-Восточного Приаралья. Во флоре известен *Liriodendron*, который отмечается впервые для мела Евразии. Очень интересен здесь пока самый древний в Казахстане представитель *Trochodendroides*, единичные отпечатки его найдены в Канказгане.

Позднетуронское время ознаменовалось регрессией морского бассейна, располагавшегося на юге региона. В условиях континентального режима в Южном Казахстане повсеместно отлагаются красноцветные или пестроцветные карбонатно-песчанистые глины, алевролиты, пески, песчаники, гравелиты, конгломераты, которые указывают на то, что они формировались в условиях аридного климата (Костенко, 1971).

В сеноне произошла новая морская трансгрессия, охватившая отрезок времени от сantonа до раннего маастрихта, в течение которого она достигла максимума и перешла границы туронского бассейна. В сеноне среднеазиатская часть морского бассейна Тетис соединялась через Тургайский пролив с Западно-Сибирским морем.

На участках суши Восточного Приаралья и Центрального Казахстана в течение сantonа—кампана развивалась своеобразная флора, особенности систематического состава которой стали известны после исследований, проведенных автором в конце 60-х и начале 70-х годов (Шилин, 1968, 1970, 1971а; Пономаренко, Шилин, 1972, и др.). Остатки ископаемой сеноманской флоры встречены в местонахождениях Шах-Шах, Талдысай, Тюратам, Приаральские Каракумы, Аккурган-Болтык и др. Коллекции из первых двух местонаждений очень богаты. Они монографически изучены, поэтому дают наиболее полное представление о систематическом составе и особенностях развития флоры сенона.

В составе сеноманской флоры почти нет папоротников (лишь только в местонахождении Тюратам встречаются отпечатки *Asplenium dicksonianum* Heer). Интересно отметить, что в сеноманской флоре папоротники представлены 9 видами, в туронской их 3, а в сеноманской — 1. Во флоре сенона неизвестны цикадофиты и гинкговые. Хвойным принадлежит около 10 видов, относящихся к родам *Agathis*, *Dammarophyllum*, *Brachyphyllum*,

³ Коллекции лаборатории палеобиологии Института зоологии АН КазССР, инвентарные №№ 255, 257, 311, 313 и др.

Pinus, *Sequoia*, *Glyptostrobus*, *Cyparissidium* и др. Из них представители *Agathis* и *Dammaphyllum* не отмечались в более древних позднемиоценовых флорах Казахстана.

Основная роль во флоре принадлежит цветковым, составляющим более 80% видового состава. Среди покрытосеменных 1 вид — представитель однодольных, остальные — двудольные растения. Отпечатки последних доминируют в коллекциях. Состав цветковых сенонга чрезвычайно своеобразен. Они представлены узколистно и мелколистными деревьями и кустарниками. Крупнолистные элементы из *Platanaceae* и других семейств, столь характерные для более древних позднемиоценовых казахстанских флор, в сенонгской флоре не встречаются. Некоторые узколистно-мелколистные представители сенонгской флоры (*Celtidophyllum praeaustrale* Krass., *Myrica zenkeri* (Ett.) Heer) характерны для сенонганской флоры Казахстана. В туронской флоре таких представителей несколько больше. В ней впервые появляются *Laurus plutonia* Heer, *Cocculus extinctus* Velen., *Andromeda parlatorii* Heer и некоторые другие узколистные формы. Характерно, что в сенонгской флоре получает дальнейшее развитие семейство *Ulmaceae*. Оно представлено 2 видами своеобразного рода *Celtidophyllum* и 3 другими видами. Вместе с тем сенонганская флора содержит много молодых форм, не известных в более древних сенонганских и туронских флорах. Среди них следует отметить *Quercus*, *Quercophyllum* (ранее определялся как *Dryophyllum*), *Populus*, *Salix*, *Prunus* и некоторые другие, получившие широкое распространение в кайнозойских флорах Казахстана. В составе сенонганской флоры весьма значительна роль элементов субтропических позднемиоценовых флор Западной Европы, представленных видами вечнозеленых растений и листопадными узколистно-мелколистными формами (несколько видов *Myrica*, *Crotonophyllum*, *Bauhinia* и др.).

Почти все исследователи (Палибин, 1937; Вахрамеев, 1952; Байковская, 1956) позднемиоценовых флор Советского Союза, отмечая основные черты, характерные для казахстанских сенонганско-туронских флор, а именно роль узколистных элементов наряду с обилием платанов, сближали их с субтропическими флорами европейского типа. В. А. Вахрамеев (1952) установил, кроме того, что и по систематическому составу сенонганская флора Казахстана (туронская к тому времени была еще недостаточно изучена) также обнаруживает наибольшее сходство с одновозрастной европейской флорой. Однако, не располагая фактами, известными в настоящее время, указанные исследователи считали, что казахстанские позднемиоценовые флоры более близки не европейским, а остальным азиатским флорам, среди которых Ярмоленко (1935) различал флоры Чулымского и Гиялецкого типов. Регионы, где развивалась каждая из этих флор, выделены им в одноименные палеофлористические области, объединенные затем Вахрамеевым (1952) в одну — Чулымскую. Территория, на которой господствовала европейская флора, была также впервые выделена Ярмоленко в палеофлористическую область, названную Вахрамеевым (1952) Кавказско-Европейской (позже названия областей подвергались неоднократным изменениям, даже в настоящее время нет единого, принятого всеми исследователями названия их).

Автор, изучая сенонганскую флору Казахстана, которая до его работ в республике была практически неизвестна, пришел к выводу, что она субтропическая и такого же типа, как и европейские позднемиоценовые флоры. Развивалась она в пределах самостоятельной провинции, именовавшейся сначала Туркестанской (Шилин, 1968), а затем Туркмено-Казахстанской (Вахрамеев и др., 1970). Провинция входила в состав Европейско-Туранской (по Вахрамееву и др., 1970) или Древнесредиземноморской (Тетисовой) меловой (по Тахтаджяну, 1970) палеофлористической области, которая именовалась ранее Кавказско-Европейской. До исследований автора такие флоры были неизвестны не только в Казахстане, но и вообще в Азии восточнее Закавказья. В результате исследований последних лет П. В. Шилин (1975а, 1975б) высказал мнение, что позднемиоценовая флора Казахстана была характерна для этой области не с сенонга, а с сенонгана.

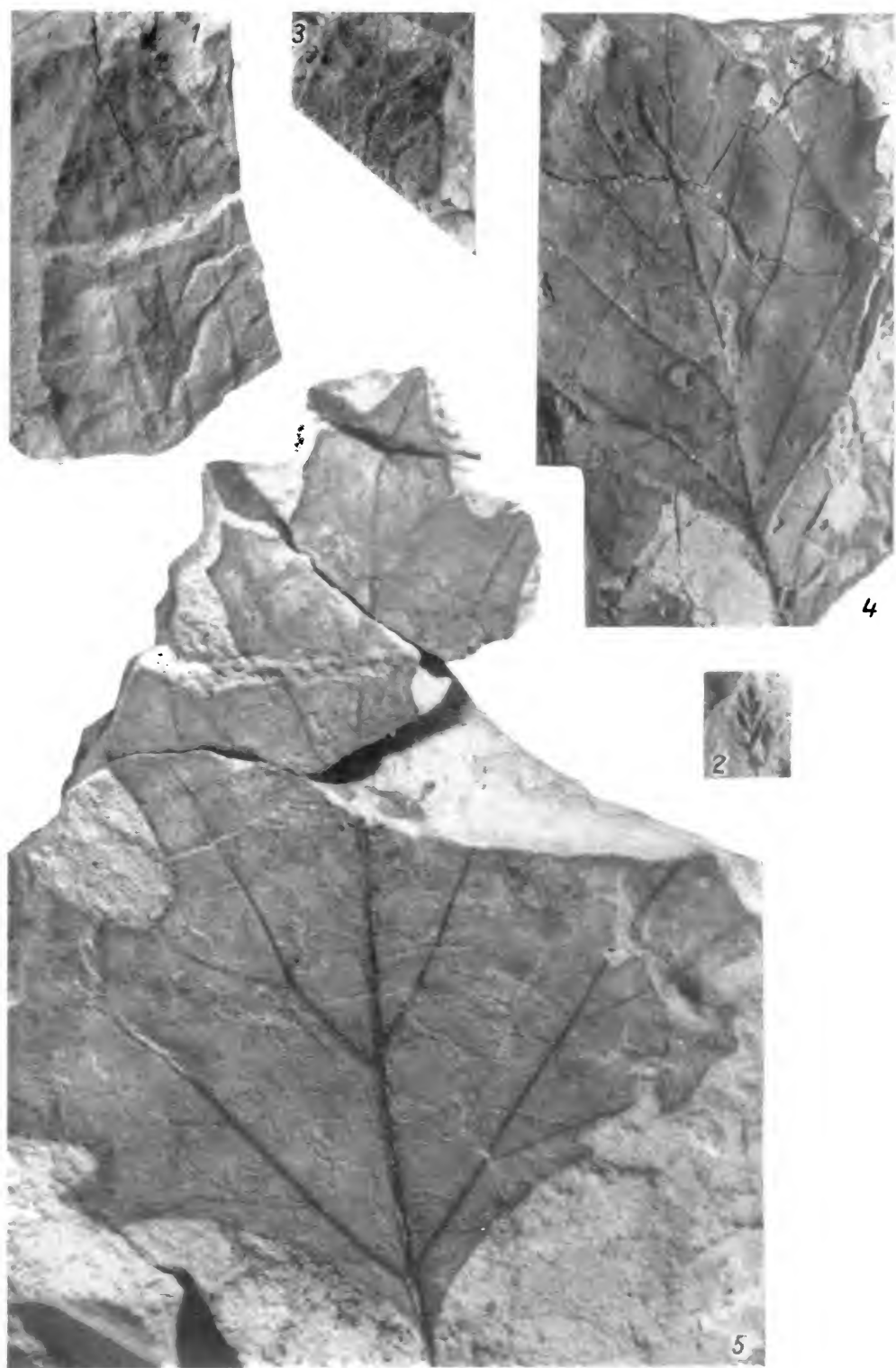
К такому выводу автор пришел на основании анализа основных элементов позднемеловой флоры Казахстана, а также сравнения ее с другими позднемеловыми флорами Евразии и Северной Америки.

Сеноманская флора по экологическим особенностям и количеству общих видов проявляет наибольшую близость с позднемеловой флорой Средней Европы, хотя в европейской флоре и не наблюдается такого обилия остатков платанов, как в казахстанской. Очень важно при этом подчеркнуть, что виды платанов, получающие преимущественно развитие в казахстанской флоре (*Platanus pseudoguillelmae* и *P. cuneiformis*), те же, что и в европейской. Характерно, что в некоторых местонахождениях, например на р. Коктобе, отпечаткам европейского вида *P. pseudoguillelmae* (ранее определялись как *P. cuneifolia*) принадлежит более 90% от общего количества остатков растений. Кроме того, из сеноманских отложений Казахстана известны единичные отпечатки близких к европейским видам местного *P. golenkini* Vachr. и *P. primaeva* Lesq.

В более молодой туронской флоре еще более возрастает значение покрытосеменных, которые представлены также платанами и узколистномелколистными формами. Роль последних в туронской флоре более значительна, чем в сеноманской. Общими для мела Европы и турона Казахстана будут виды родов *Magnolia*, *Laurus*, *Daphnophyllum*, *Cocculus*, *Ficus*, *Myricophyllum*, *Diospyros*, *Sapindus*, *Proteoides*. Среди платанов в ней по существу следует отметить только *Platanus pseudoguillelmae* и *P. cuneiformis*, которые являются наиболее характерными представителями как европейских позднемеловых, так и рассматриваемой туронской флоры.

Ни в одной из азиатских флор, известных в настоящее время, ничего подобного не наблюдается. Так, в самой близкой к казахстанской сеноманской флоре Западной Сибири (кийская свита и нижняя подсвита симоновской свиты) тоже известны узколистные элементы и сравнительно много платанов (7 видов). Однако из 43 видов покрытосеменных, определенных в этой флоре (Лебедев, 1962), только 4 встречаются в европейских флорах. Из них *Magnolia alternans* Heer, *Celtidophyllum praeaustrale* — сравнительно узколистные формы, а 2 других — платаны. Отличаются западносибирская и казахстанская флоры и по типу развития. Начиная с турона западносибирская флора приобретает более четко выраженные черты мезофильных умеренных флор Северной Азии. Наоборот, казахстанская флора, как отмечалось выше, характеризовалась усилением черт, сближающих ее с субтропической европейской флорой. Характер изменений сводился в основном к тому, что в составе покрытосеменных европейской, как и казахстанской, флоры ослаблялось, а затем и вовсе утратилось значение широколиственных элементов, а роль узколистных, наоборот, возрастала. Так, сеноманская флора Европы, например богатейшие перучская (Velenovsky, 1882, 1883, 1886, 1887, 1888, 1889; Fric, Bayer, 1900; Velenovsky, Viniklar, 1926—1931, и др.) и моравская (Krasser, 1896) в Чехословакии, как и одновозрастная казахстанская, характеризуются составом покрытосеменных, в котором наряду с узколистными формами заметная роль принадлежит представителям платановых. В сравнительно небогатой европейской флоре турона еще не так четко, как в одновозрастной казахстанской, проявляются отличия от сеноманской. Однако позже процесс перестройки привел к тому, что европейская флора конца мелового времени, как и сеноманская казахстанская, стала в значительной степени непохожа на исходную сеноманскую. В составе этих флор среди покрытосеменных известны в основном узко- и мелколистные формы, крупнолистных представителей практически нет. Таковы, например, европейские маастрихтские флоры Вестфалии в ФРГ (Hosius, Marck, 1880), флора Розточе и Люблинской возвышенности в Польше (Malicki et al., 1967), Потылице на Украине (Nowak, 1907) и др. Хотя в некоторых раннесеноманских флорах Европы еще известны виды *Credneria*, тем не менее основная масса видов в них представлена узко- и мелколистными формами.

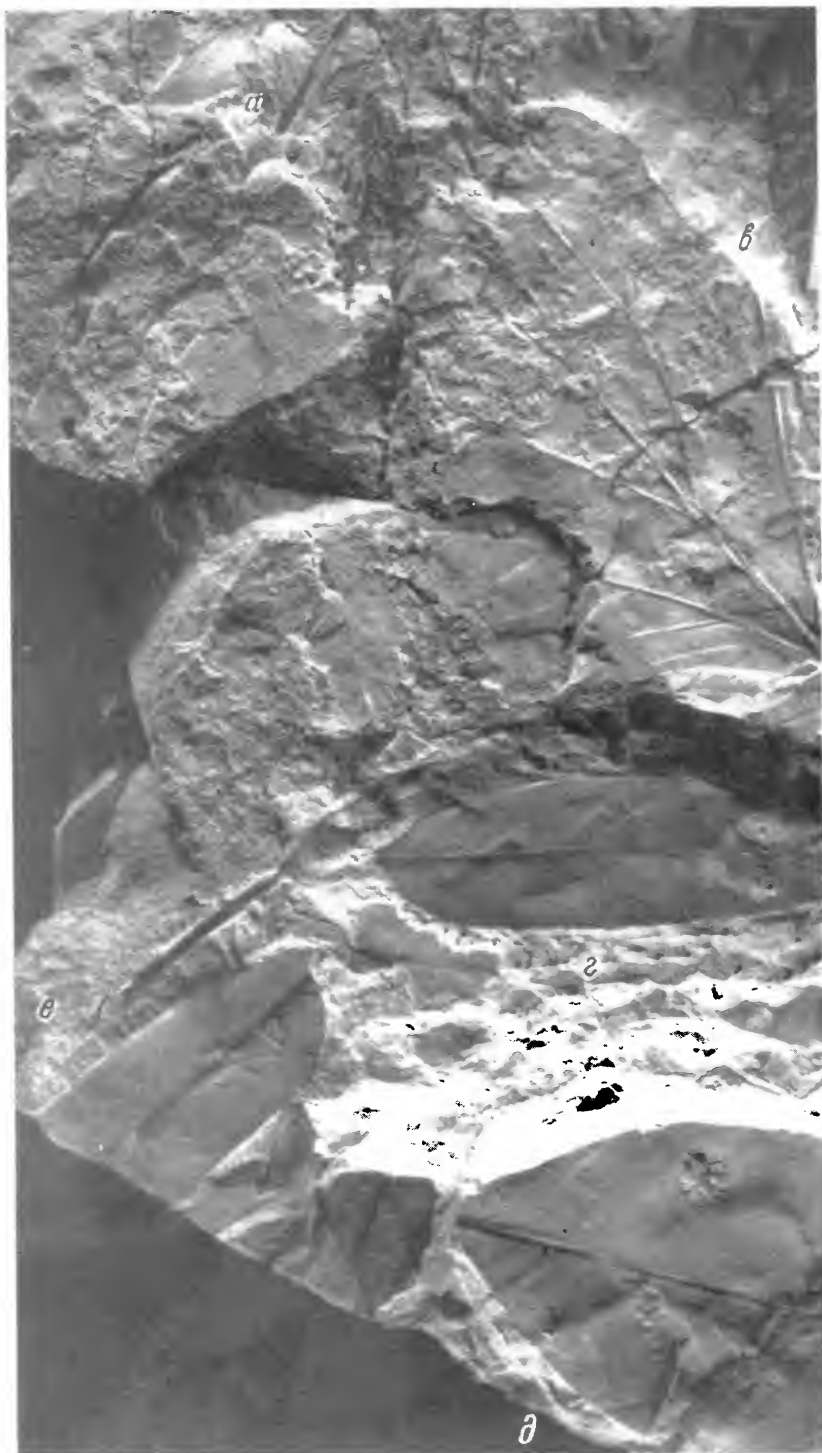
Именно эта, состоящая в основном из узколистных деревьев и кустарников субтропическая флора, которая в конце мела господствовала на тер-



Т а б л и ц а I

Представители сеноманской флоры (Талдыэспесай, колл. 348, 348-2).

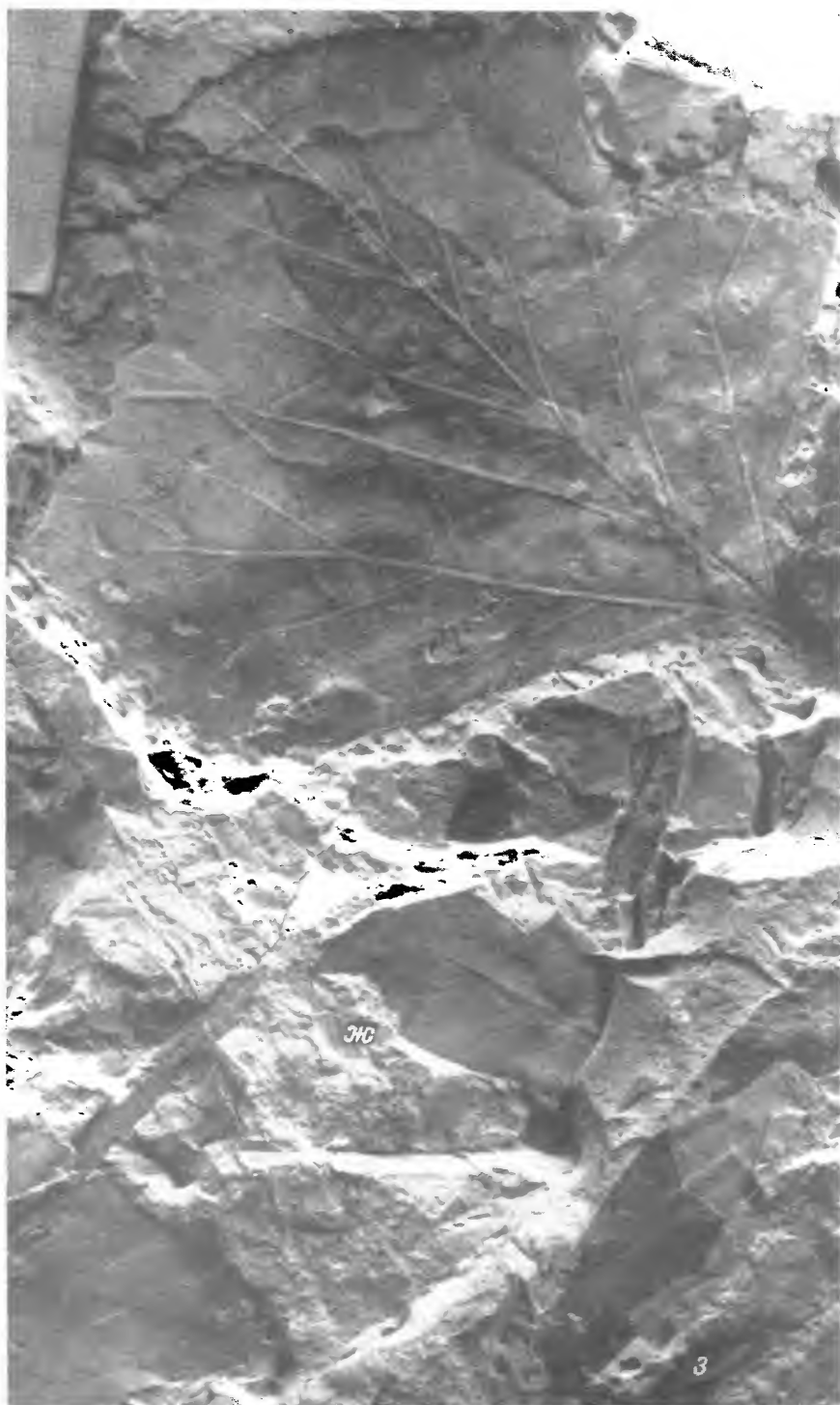
1 — *Ziziphus ajatensis* Vachr., обр. 77; 2 — *Asplenium* sp., обр. 163; 3 — *Dalbergites simplex* (Sew.) Shap., обр. 57; 4 — *Cissites* sp., обр. 124; 5 — *C. taldyespaensis* Shilin sp. nov. обр. 45 — **голотип**.



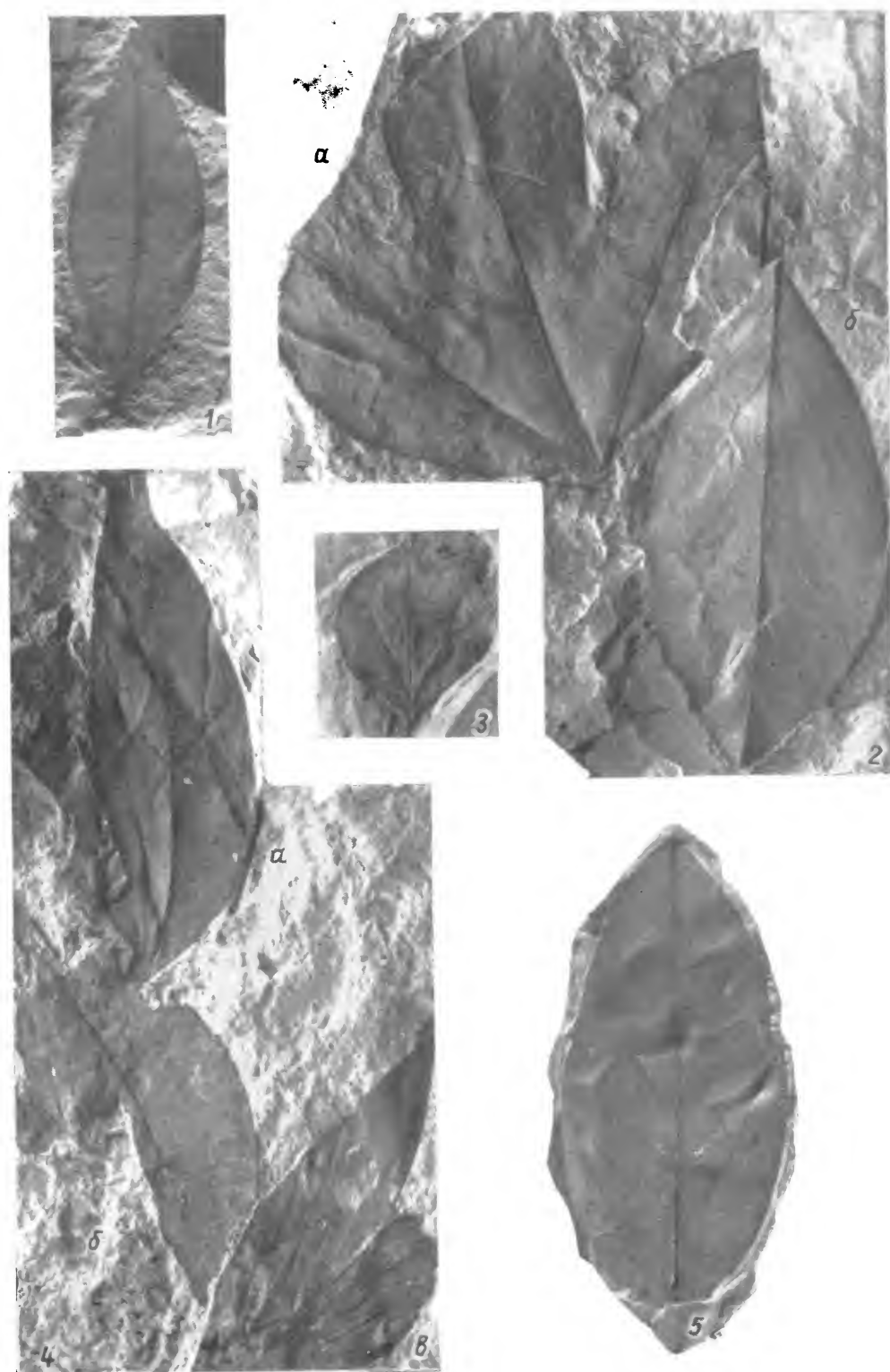
Т а б л и ц ы II и III

Представители туронской флоры (Канказган, колл. 313, обр. 479).

a — *Sequoia* sp.; *б, в* — *Platanus pseudoquillemae* Krass.; *г* — *Sapindus apiculatus* Velen.; *д* — *Magnolia alternans* Heer; *е, ж, з* — узкие цельнокрайные листья (*Dicotylophyllum* sp.).



Т а б л и ц ы П и III (продолжение)



Т а б л и ц а IV
Представители туронской флоры (Кавказган, колл. 313).

1 — *Myrtophyllum jaxartesensis* Shilin sp. nov. обр. 405a — голотип; 2a — *Lindera jarmolenkoi* (Jarm.) Imch., обр. 506; 2б — *Diospyros primaeva* Heer, обр. 506; 3 — *Cocculus* sp., обр. 405б; 4a, б — *Diospyros protecta* Velen., обр. 154; 4с — *Protophyllocladus polymorphus* (Lesq.) Berry, обр. 154; 5 — *Crotonophyllum cretaceum* Velen., обр. 409.

ритории Европы и Казахстана (кроме восточной части), была предшественницей субтропической третичной флоры Древнесредиземноморской (Тетисовой) области, известной ранее как «Полтавская». Следовательно, территория Европы и Казахстана была ареной развития флоры Древнесредиземноморской (Тетисовой) области в течение позднего мела и раннего палеогена начиная с сеномана и до олигоцена. В Европе эта флора господствовала еще и в олигоцене.

В остальных позднемеловых азиатских флорах (известны в настоящее время в основном с территории СССР), достаточно хорошо изученных в последние годы (Самылина, 1974; Буданцев, 1975, и др.), среди покрытосеменных очень редки или вообще отсутствуют элементы, связывающие их с европейскими и казахстанскими флорами. Узколистные представители в них не получают развития, а крупнолистные формы (в том числе и платаны) — совершенно другие виды и роды, не известные в европейской флоре и не играющие никакой роли в казахстанской.

Таким образом, состав покрытосеменных, в данном случае являющийся главным критерием палеофлористического районирования, а также экологические особенности, родственные связи и другие черты, характерные для сеноманской и туронской флор Казахстана, наглядно убеждают в том, что казахстанские и европейские позднемеловые флоры одинаковы по типу. Следовательно, можно утверждать, что позднемеловые флоры Казахстана и Европы развивались в пределах единой Древнесредиземноморской (Тетисовой) меловой области не с сенона, а с сеномана. Вместе с тем казахстанской флоре присущи некоторые, характерные только для нее особенности, а именно эндемизм видового состава, обилие платанов, отсутствие пальм, отличающие ее от европейской. Эти отличия во флоре одного типа позволяют выделить в пределах рассматриваемой области с начала позднего мела 2 провинции (см. рисунок). Первая из них — Европейская — располагалась на месте современной Европы и Кавказа. Северная граница ее проходила южнее средней Англии, северного побережья Балтийского моря, средней России. На востоке она граничила со второй провинцией Древнесредиземноморской (Тетисовой) меловой области, которую мы именуем Туранской⁴ позднемеловой, а на юге — с аридным поясом. Туранская позднемеловая провинция занимала восточную часть Древнесредиземноморской (Тетисовой) меловой палеофлористической области, располагаясь на территории Южного Урала,⁵ Казахстана (кроме Восточного) и прилегающих к нему районов Средней Азии, где известны (Кызылкумы) отпечатки *Platanus pseudoguillelmae* и некоторых узколистных форм. На западе она граничила с Европейской провинцией, на севере и востоке — с Бореальномеловой областью, на юге — с аридным поясом.

На востоке Казахстана известны ископаемые флоры конца мелового времени (местонахождения Жуванкара, Тайжузген в Зайсанской впадине и Улькен-Калкан в горах Калканы), которые характерны для Бореальномеловой палеофлористической области. Эти флоры еще недостаточно изучены. В настоящее время в их составе определен 1 вид папоротника (флора Жуванкара), известны хвойные, но преобладают покрытосеменные, представленные в основном мезофильными широколиственными листопадными формами, типичными для умеренных флор.

Особенно заманчива перспектива изучения зайсанских флор. Зайсанская впадина представляет собой богатейшую палеоботаническую кла-

⁴ Это название кажется автору наиболее удачным, потому что местонахождения ископаемых флор, изученных как по отпечаткам листьев, так и по остаткам спор и пыльцы, согласно Е. Д. Заклинской (Вахрамеев и др., 1970), известны в пределах одноименной низменности (в основном северной, казахстанской части ее) и сопредельных регионов, т. е. отсюда получены основные материалы, послужившие основанием для выделения провинции. Кроме того, это название подчеркивает смысл наименования палеофлористической области.

⁵ Мнение о том, что сеноманско-туронская флора Южного Урала (Каин-Кабак) относится к типу субтропических, высказал впервые А. Н. Криштофович (1936). Поэтому Байковская (1956) относилась эту территорию к палеофлористической области, для которой была характерна европейская флора субтропического типа.

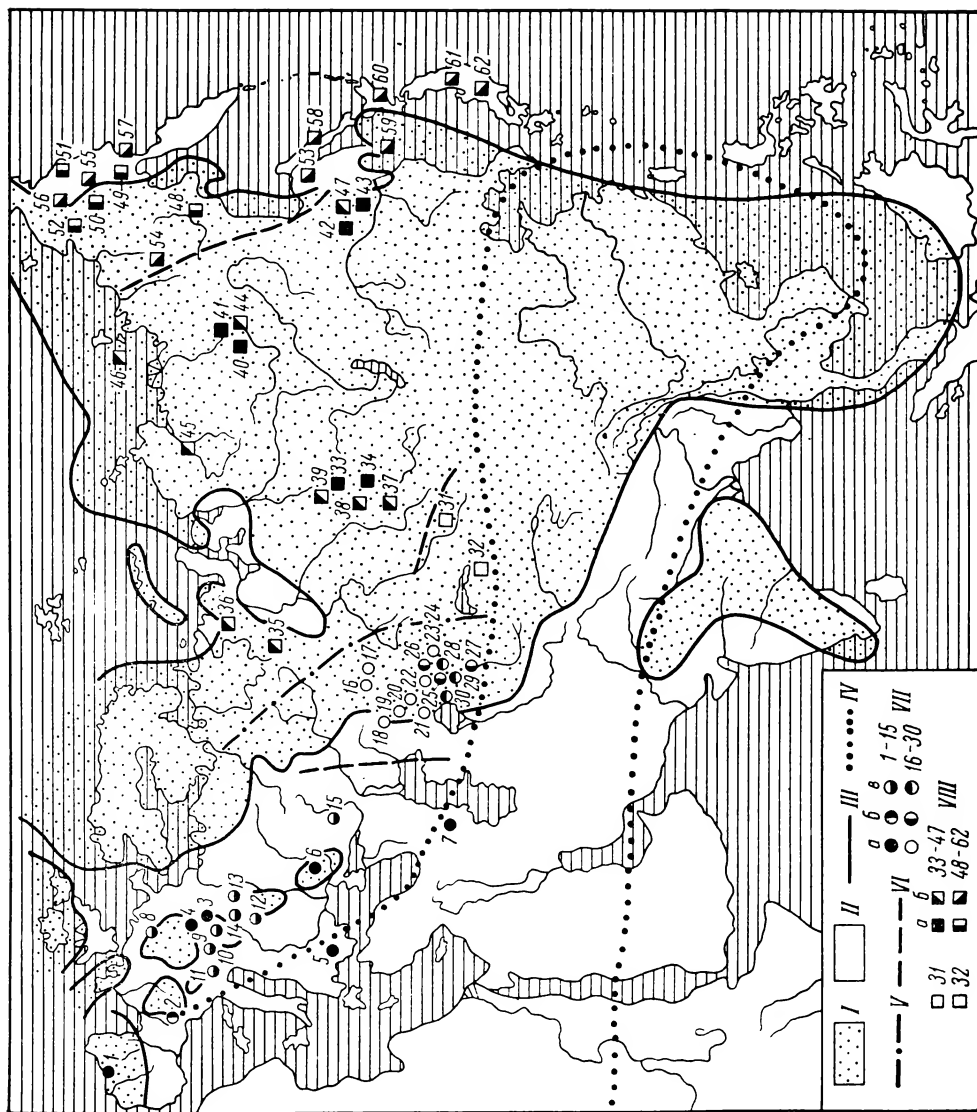
Палеогеографическая схема и ботанико-географическое районирование Евразии в позднемиловое время.

I — суша, II — море, III — граница суши и моря (из Вахрамеева и др., 1970, для сеноманского века). IV — граница аридного пояса (по Страхову, 1960). V — граница между палеофлористическими областями. VI — граница между палеофлористическими провинциями. VII — основные местонахождения ископаемых сеноманских (а), туронских (б), сенокских (в) флор Древне-средиземноморской или Европейско-Туранской палеофлористической области.

I—15 — Европейская провинция. 16—30 — Туранская позднемиловая провинция. 1 — Португалия; 2 — Франция (бассейн р. Рона); 3 — Чехословакия; 4 — ГДР (Саксония); 5 — Болгария; 6 — Украина (Канев); 7 — Закарпатье (Ауш); 8 — ФРГ (Вестфалия); 9 — Южная Дания; 10 — ГДР (Гарц); 11 — Австрия; 12 — Румыния (Трансильвания); 13 — запад Украины (Потыличе); 14 — Польша (Розточа, Люблинская возвышенность); 15 — Донбасс; 16 — Каин-Кабак (Южный Урал); 17 — Алтай; 18 — Кульденемир; 19 — Теректысай; 20 — Алагузское понижение; 21 — Тасаран; 22 — Байбаше; 23 — Талдыеспесай; 24 — Жаман Айбат; 25 — Кан-казган; 26 — Белеуты; 27 — Кызылжар; 28 — Талдысай; 29 — Шах-Шах; 30 — Тюратам.

VIII — основные местонахождения ископаемых сеноманско-туронских (а) и сенокских (б) флор Бореально-миловской или Сибирской палеофлористической области.

31, 32 — Восточно-Казахстанские флоры*. 33—47 — Восточно-Сибирская провинция. 48—62 — Тихоокеанская провинция. 31 — Жуанкара, Караирык, Тайкуз-обские р. Или; 32 — Улькен-Калкан (правобережье р. Или); 33 — р. Лемва; 34 — реки Кия и Чулым; 35 — р. Лозьва; 36 — р. Жемва; 37 — Баркино (Кузбасс); 38 — Ангбес (Чулымско-Енисейский бассейн); 39 — р. Сым (левобережье р. Енисей); 40 — Вилюйская впадина; 41 — р. Лелинка (нижнее течение р. Лены); 42 — Зейско-Бурейнская впадина; 43 — Облучье (Малый Хинган); 44 — Вилюйская впадина; 45 — р. Хета (Хантанская впадина); 46 — Новосибирские острова; 47 — Зейско-Бурейнская впадина; 48 — Аркагала (верховья р. Колымы); 49 — Пенжинская губа; 50 — р. Гребенка (среднее течение р. Анадыря); 51 — бухта Угольная; 52 — верховья р. Анадыря; 53 — низовья р. Амур; 54 — р. Силп (бассейн р. Колымы); 55 — хр. Радрыг-кин (Корякские нагорья); 56 — Устье р. Анадыря; 57 — Пенжинская губа; 58 — средний Сахалин; 59 — Тихое (Приморье); 60 — Хоккайдо; 61 — Хонсю (Оаран); 62 — Хонсю (Сагао).



* * Учитывая особенности флоры конца позднемилового времени Восточной окраины Казахстана, вероятно, следует выделить ее в отдельный палеофлористический район, который, возможно, достигал ранга провинции (Зайсанско-Джунгарской). В остальном ботанико-географическое районирование дано по В. А. Вахрамееву (Вахрамеев и др., 1970).

довую, где на сравнительно небольшой территории сосредоточены довольно многочисленные местонахождения с остатками сенонских, палеоценовых, эоценовых, олигоценовых и миоценовых растений и, следовательно, можно проследить основные этапы развития флоры от конца мела до позднего миоцена. Эта работа еще впереди. А пока можно сказать, что в составе зайсанской флоры конца позднемиоценового времени, насчитывающей 37 видов [согласно И. А. Ильинской (1962) и предварительному списку Э. В. Романовой (1975)], определены 1 вид папоротника, 10 видов хвойных и 26 видов покрытосеменных. Среди последних преобладают мезофильные широколиственные листопадные деревья и кустарники (виды родов *Trochodendroides*, *Protophyllum*, *Pterospermites*, *Viburnum* и др.), свидетельствующие о лесном характере растительности на территории Зайсанской впадины.

Позднемиоценовые хвойно-широколиственные умеренные леса являлись одним из основных типов растительности не только в Зайсане, но и на всей территории Северной Азии к востоку от Казахстана. Однако зайсанская флора очень своеобразна и не похожа на другие позднемиоценовые флоры. Так, по составу хвойных она сближается с сенонской флорой Виллюйской впадины (Байковская, 1956; Вахрамеев, 1958; Буданцев, 1968). Общими видами покрытосеменных той и другой флор являются 2 вида *Trochodendroides* (*T. arctica*, *T. amurensis*). Остальные виды и даже роды, кроме *Platanus*, *Protophyllum*, *Pterospermites* и *Viburnum*, в этих флорах разные. Среди доминантов большинства тафоценозов Виллюйской впадины господствовали мелколистные формы (виды *Ziziphus*, *Macclintockia*), неизвестные в зайсанской флоре, в которой преобладали широколиственные представители других родов. Кроме того, в виллюйской флоре в отличие от рассматриваемой казахстанской известны печеночники, хвощовые, гинкговые, более представительна роль папоротников.

Оригинальность зайсанской флоры проявляется и в том, что для нее характерны некоторые элементы европейских субтропических флор, например виды *Dryophyllum curticeense* (Wat.) Sap. et Mar. и *Devalquea gelindensis* Sap. et Mar. (Ильинская, 1962). Особенности, присущие позднемиоценовой флоре Зайсанской впадины, в общих чертах сохраняются и в более молодых раннепалеогеновых флорах этой территории, которые были также умеренными и также содержали отдельные элементы субтропической флоры Древнесредиземноморской (Тетисовой) области. Последняя, как отмечалось выше, в это время господствовала на остальной территории республики, включая районы Павлодарского Прииртышья, расположенные северо-западнее современного Зайсана. Позднемиоценовая и раннепалеогеновая зайсанская флора развивалась в условиях, отличающихся от условий остальных регионов Казахстана. Не исключено, что умеренные хвойно-широколиственные леса, существовавшие на месте современной Зайсанской впадины, занимали участки суши, которые были в достаточной степени высокими и поэтому на них была выражена вертикальная поясность. Не исключено также, что такие же участки были и на Урале в районе захоронения остатков растений, принадлежащих к видам хорошо известной флоры р. Лозьвы.

В настоящее время не представляется возможным сравнение систематического состава позднемиоценовых флор, изученных по отпечаткам, с составом флоры, установленной по спорам и пыльце, так как последние определяются в основном искусственными таксонами. Однако данные исследователей, изучавших спорово-пыльцевые комплексы Евразии, подтверждают выводы автора об изменениях позднемиоценовых флор срединной части Евразии. В туроне, по Е. Д. Заклинской (Вахрамеев и др., 1970, стр. 321), «начинается перелом в составе флоры покрытосеменных», а в сантон-кампан-маастрихтское время произошло резкое обновление видового и родового состава покрытосеменных. В течение сантона, согласно спорово-пыльцевым данным, практически прекращают существование все раннекайнофитовые таксоны, известные с сеномана и турона.

А. Л. Тахтаджян (1970) отмечал, что Древнесредиземноморская меловая область характеризовалась преобладанием субтропического климата, переходящего местами в теплоумеренный. Это высказывание А. Л. Тахтаджяна вполне справедливо в отношении климата области в ее новых границах. Нельзя не согласиться также с мнением Байковской (1956) относительно того, что казахстанские и южноуральские сеноманские и туронские флоры (теперь Туранская позднемеловая провинция) могли хорошо развиваться в сравнительно аридных условиях. Эти условия не были одинаковы на протяжении позднемелового времени, о чем свидетельствуют изменения, которыми характеризовались казахстанские позднемеловые флоры в процессе развития их во времени. Они в значительной степени связаны с изменением климата, который в течение позднемелового времени, вероятно, становился более жарким и сухим. Так, для сеноманской флоры характерны папоротники, известны цикадофиты и единичны гинкговые. Среди цветковых много относительно крупнолистных представителей из платановых и др., а узколистно-мелколистные элементы занимали сравнительно более скромное положение. В туронской флоре роль папоротников ослаблена, цикадофиты и гинкговые не встречаются, а в составе цветковых значительно возросло влияние узколистных элементов. Эти изменения флоры указывают на то, что в туроне климат стал сравнительно жарче и суше, чем в сеномане. В сеноне развивалась флора, в которой кроме 1 вида папоротника, сохранились только хвойные и покрытосеменные, представленные формами с преимущественно узкой цельнокрайной и пильчатой или мелкой листовой пластинкой. Среди них нет крупнолистных платановых. Это, вероятно, связано с тем, что климат стал еще более сухим. Подтверждением того, что флора развивалась в условиях субтропического климата, служат остатки крокодилов (Ефимов, 1975), сохранившихся в Шах-Шахе вместе с отпечатками растений.

Выводы автора о развитии позднемеловой флоры Казахстана в условиях субтропического климата и усилении аридности его в течение позднемелового времени подтверждаются также данными палеогеографии. В позднемеловых морях (Синицын, 1966), располагавшихся на территории Казахстана, развивалась фауна смешанного состава, состоящая из элементов бореальной и тропической зоогеографических областей. Развитие этой фауны наблюдается в полосе, выделенной в Средне-Европейскую провинцию, которая охватывает моря Средней, Восточной Европы и южной части Зауральского бассейна (юг Западной Сибири, Тургайский пролив, Приаралье). Анализируя данные характера осадконакопления в сеномане, В. М. Синицын (1966) приходит к выводу, что на территории Средней и Юго-Восточной Европы, Приаралья и Тургая произошло иссушение климата после сильной гумидной фазы альба. К концу позднемелового времени аридизация усилилась, достигнув своего максимума в сantonе.

Ниже дается краткое описание 2 новых видов позднемеловой флоры Казахстана, приведенных в табл. I—IV (см. вклейки).

Myrtophyllum jaxartesensis Shilin sp. nov. (табл. IV, 1)

Г о л о т и п. Отп. листа, турон Канказгана (Ю. Казахстан), обр. 405а, колл. 313, Институт зоологии АН КазССР. Лист широколанцетный, с клиновидным основанием, постепенно суженной острой верхушкой, цельнокрайный, 5.7 см дл. и 2.1 см шир. Жилкование перистое, главная жилка сильная, вторичные многочисленные, очень тонкие, слабо дуговидные, параллельные друг другу. Каждая из них у края изгибается и параллельно ему направляется вверх. Третичные жилки, анастомозируя, образуют полигональную сеть.

Cissites taldyespesaensis Shilin sp. nov. (табл. I, 5)

Г о л о т и п. Отп. листа, сеноман Талдыэспесая (Ц. Казахстан), обр. 45, колл. 348, Институт зоологии АН КазССР. Лист крупный, семилопастный, с клиновидным, нисбегающим основанием, острой трехзуб-

чатой верхушкой, до 16 см дл. и более 12 см шир. Край и верхушка лопастей остро-, крупнозубчатые. Жилкование пальчато-перистое, главная и боковые базальные жилки заканчиваются в верхушечных зубцах лопастей, вторичные в зубцах или в основании выемки между лопастями.

ЛИТЕРАТУРА

- Байковская Т. Н. (1956). Верхнемеловые флоры Северной Азии. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. VIII, 2. — Бударцев Л. Ю. (1968). Позднемеловая флора Вилуйской впадины. Бот. ж., 53, 1. — Бударцев Л. Ю. (1975). История арктической флоры эпохи раннего кайнофита. Автореф. докт. дисс. Л. — Вахрамеев В. А. (1952). Стратиграфия и ископаемая флора континентальных меловых отложений Западного Казахстана. В кн.: Региональная стратиграфия СССР, 1. М. — Вахрамеев В. А. (1958). Стратиграфия и ископаемая флора Вилуйской впадины и прилегающей части Приверхоянского краевого прогиба. В кн.: Региональная стратиграфия СССР, 3. М. — Вахрамеев В. А., И. А. Добрускина, Е. Д. Завалинская, С. В. Мейен. (1970). Палеозойские и мезозойские флоры Евразии и фитогеография этого времени. — Ефимов М. Б. (1975). Позднемеловые крокодилы Средней Азии и Казахстана. Палеонтол. ж., 3. — Ильинская И. А. (1962). О сменах флор в Зайсанской впадине с конца верхнего мела до конца миоцена. ДАН СССР, 146, 6. — Ископаемые цветковые растения СССР. (1974). Т. 1. *Magnoliaceae—Eicotmiaceae*. — Корнилова В. С. (1966). Очерк истории флоры и растительности Казахстана. В кн.: Растительный покров Казахстана, 1. Алма-Ата. — Костенко Н. Н. (1971). Меловая система. Общая сводка. В кн.: Геология СССР, II (Южный Казахстан). М. — Криштофович А. Н. (1936). О меловой флоре восточного склона Урала. Матер. ЦНИГРИ; общ. сер., сб. 1. — Лебедев И. В. (1962). Верхнемеловые растения. В кн.: Биостратиграфия мезозойских и третичных отложений Западной Сибири. Л. — Палибин И. В. (1937). Меловая флора Даралагеца. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 4. — Пономаренко З. К., П. В. Шилин. (1972). Меловая система. В кн.: Геология СССР, XX (Центральный Казахстан). М. — Романова Э. В. (1975). Позднемеловая флора Жуванкары (Зайсанская впадина). В кн.: Новости палеоботаники Казахстана. Алма-Ата. — Самылина В. А. (1974). Развитие раннемеловой флоры и становление флоры кайнофита на Северо-Востоке СССР. Автореф. докт. дисс. Л. — Синицин В. М. (1966). Древние климаты Евразии. 2. Мезозой. Л. — Смирнов Н. А. (1914). Некоторые данные к вопросу о миоценовой флоре Туркестана. Изв. Бот. сада им. Петра Великого, 4—6. — Страхов Н. М. (1960). Основы теории литогенеза, т. 1. — Тахтаджян А. Л. (1970). Происхождение и расселение цветковых растений. — Шилин П. В. (1968). К районированию Европейско-Туркестанской ботанико-географической области (поздний мел). Тез. докл. на XIV сессии ВПО. Л. — Шилин П. В. (1970). Раннесенонская флора Северо-Восточного Приаралья. Автореф. канд. дисс. Алма-Ата. — Шилин П. В. (1971а). К характеристике раннесенонской флоры Северо-Восточного Приаралья и юга Центрального Казахстана. ДАН СССР, 196, 6. — Шилин П. В. (1971б). Флора сенонских отложений Северо-Восточного Приаралья и юга Центрального Казахстана. В кн.: Ископаемая фауна и флора Центрального и Восточного Казахстана. Алма-Ата. (Матер. по истории фауны и флоры Казахстана, V). — Шилин П. В. (1975а). К характеристике позднемеловых флор Казахстана. В кн.: Новости палеоботаники Казахстана. Алма-Ата. — Шилин П. В. (1975б). Развитие позднемеловой флоры Казахстана. В кн.: Тез. докл., представленных XII Международному ботаническому конгрессу. Л. — Ярмоленко А. В. (1935). Верхнемеловая флора Северо-Западного Каратау. Тр. САГУ, сер. VIII, 28. — Fris A., E. Bayer. (1900). Studien im Gebiete der böhmischen Kreideformation. Perucser Schichten. Arch. Naturwiss. Landersdurchf. Böhmens, 11 (2). — Hosius A., W. Marck. (1880). Die Flora der westfälischen Kreideformation. Palaentogr., 26. — Krasser F. (1896). Beiträge zur Kenntnis der Kreideflora von Kunstadt in Mähren. Beitr. Paläont. Ostern.-Ung., 10. — Malicki A., K. Karczmarz, S. Popiel. (1967). Materiały do gónrokredowych flor Wyżyny Lubelskiej i Rostocza. Ann. Univers. Marie Curie-Sklodowska, XXII, 9. — Nowak J. (1907). Kopalna flora senonska z Potylicza. Rozprawy Wyds. Mat.-Przyr. Akad. Um., XLVII, ser. B. — Velenovsky J. (1882, 1883, 1886, 1887). Die Flora der böhmischen Kreideformation, I—IV. Beitr. Paläont. Österreich-Ungarns. II—V. — Velenovsky J. (1888). Die Farne der böhmischen Kreideformation. Abhandl. böhm. Ges. Wiss., VII, 2. — Velenovsky J. (1889). Květena seského cenomanu. Tschech.-Rospr. Král. ces. spol. nauk, VII. — Velenovsky J., L. Viniklar. (1926—1931). Flora cretacea Bohemiae, I—IV. V. I — 1926, v. II — 1927, v. III — 1929, v. IV — 1931.

Институт зоологии
АН КазССР,
Алма-Ата.

Получено 4 V 1976.

S U M M A R Y

The base of Late Cretaceous flora of Kazakhstan including more than 300 species from 45 localities is formed by angiosperm plants (about 75% of all species). Besides this, in the Cenomanian flora species of Pteridophyts (9), Cycadophyts (4), Ginkgophyts (1) and Conifers (about 20) are determined and in the Turonian flora Pteridophyts (3) and Conifers (4) are found; the Senonian flora practically consists of angiosperm and coniferous plants. The angiosperm plants of the Cenomanian flora are represented by the species of large-leaved and comparatively narrow-leaved trees and bushes. There are many species of *Platanus* among large-leaved plants. Their remains predominate in the collections.

The Turonian flora bears features of succession to Cenomanian flora. Among the angiosperm plants plane-trees are less significant as compared to narrow-leaved elements. The latter compose more than half of the species list. The angiosperm plants of Senonian flora of Kazakhstan (except the eastern parts) are represented by the narrow and small-leaved forms. The Kazakh Late Cretaceous floras are of the same type as the European ones. Then developed within the same European-Turanian or the old Mediterranean Cretaceous paleophytogeographical region. Therefore two main provinces — the European and the Turanian Late Cretaceous are distinguished in the region. The European floras are characteristic of the first province, and the Kazakh floras are characteristic of the second one.

УДК 582.657 : 581.9 : 576.12

И. Ф. Мусаев, Ю. Д. Сосков

О ГЕОГРАФИИ И ФИЛОГЕНИИ
ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *CALLIGONUM* L.I. F. MUSAJEV, G. D. SOSKOV. ON THE GEOGRAPHY AND PHYLOGENY
REPRESENTATIVES OF THE GENUS *CALLIGONUM* L.

На основании монографической обработки рода *Calligonum* дается характеристика географического распространения и ареалы секций, подсекций, серий, а также наиболее характерных видов, подвидов и гибридов. Подтвержден, а в ряде случаев исправлен и уточнен объем таксономических категорий. Углублены и конкретизированы филогенетические связи рода. Разработана схема филогении рода на основе морфолого-географических, экологических и цитологических признаков.

Виды рода жузгун (*Calligonum* L.) являются характерным элементом флоры и растительности пустынных областей Азии и Северной Африки. Несмотря на исключительно важное народнохозяйственное значение жузгуна как кормового (Боровский и др., 1940; Парпиев, 1964, 1974) и используемого в мелиоративных целях растения (Палецкий, 1901, 1908, Ходжаев, 1913), его виды до недавнего времени были слабо изучены в систематическом отношении. Гигантская дисперсная изменчивость его видов, проявляющаяся часто параллельно по нескольким признакам, и широко распространенная гибридизация видов различных секций затрудняли последовательное использование морфолого-географического метода в систематике этого рода.

Для флоры СССР род впервые был обработан Н. В. Павловым (1936). М. М. Набиев (1971) критически пересмотрел состав рода в Средней Азии, сократив при этом число видов со 117 до 45. В некоторых локальных районах различными авторами описывались десятки новых видов (Дробов, 1953; Годвинский, 1961). Так, для района Зайсанской котловины, в пределах неширокой полосы между 83—87° в. д., указывалось 26 видов, морфологически очень близких и встречающихся на одних и тех же местобитаниях. Позднее все они были объединены в 1 вид под приоритетным названием *C. rubicundum* Bunge, входящий в секцию *Pterococcus* (Pall.) Borszcz. (Сосков, 1968). Это, конечно, очень показательный случай (см. рис. 5, 3). Но и другие виды, обладающие относительно более широкими, чем *C. rubicundum*, ареалами, имеют много синонимов. Например, у *C. rubescens* Mattei из подсекции *Medusa* 11 синонимов (см. рис. 3, 1), у *C. litvinovii* Drob. из той же подсекции — 7, у *C. leucocladum* (Schrenk) Bunge из секции *Pterococcus* — 24 (см. рис. 5, 1), у *C. aphyllum* (Pall.) Guerke из той же секции — 17 (Сосков, 1968, 1974). Таким образом, только названные 5 видов рода объединяют 84 синонима, ранее считавшиеся самостоятельными таксонами ранга вида.

В настоящей статье при рассмотрении ареалов таксонов мы придерживаемся систематики рода *Calligonum*, разработанной Ю. Д. Сосковым (1968, 1974, 1975а, 1975б). Он оставляет в роде *Calligonum* 27 видов и 16 межсекционных гибридов, объединив их в 14 рядов, 2 подсекции и 4 секции. У 6 видов описываются подвиды.

Нами составлены карты распространения всех таксонов рода путем применения точно-контурного метода (Толмачев, 1974). Данные о место-

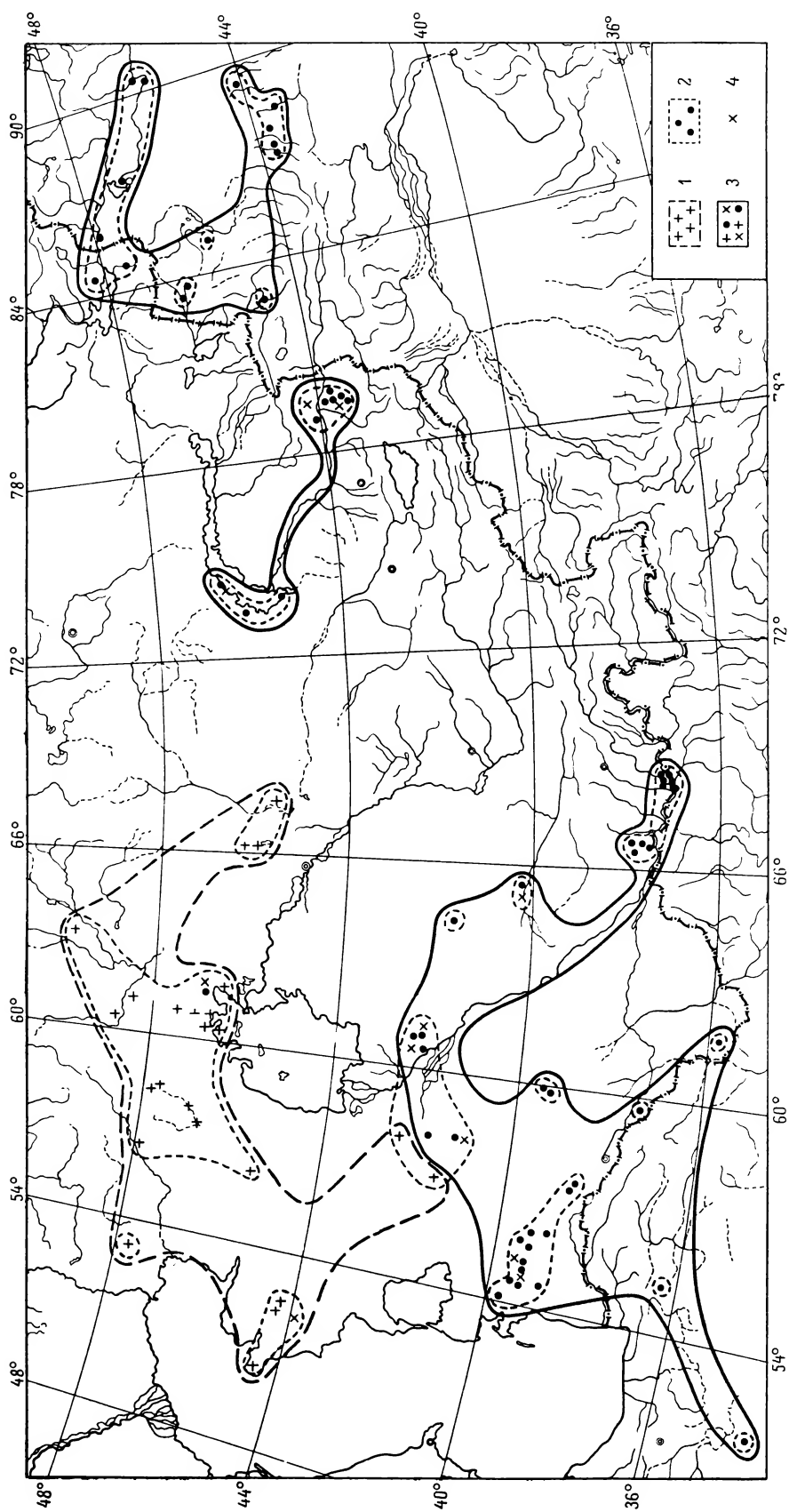


Рис. 1. Ареалы подвидов *C. juncum* (Fisch. et Mey.) Litv.

1 — *C. juncum* ssp. *juncum*, 2 — *C. juncum* ssp. *ludmiliae* Soak, 3 — «островки» внутри ареалов подвидов, 4 — местонахождения промежуточной между подвидами формы.

нахождениях взяты по гербарным материалам Ботанического института АН СССР (Ленинград), Московского и Ташкентского университетов, Института ботаники Алматы, Ашхабада, Душанбе, Ташкента, Института животноводства Ашхабада, Института биологии г. Фрунзе, Естественно-исторического музея Вены, Ботанического сада Женевы, Ботанического сада Кью и Британского музея в Лондоне, Института ботаники Университета Монпелье и Национального музея естественной истории в Париже. Нами было тщательно просмотрено свыше 6000 номеров гербарных листов. С их этикеток было выписано более 4000 названий неповторяющихся местонахождений, из которых 3200 относятся к территории СССР и 800 — к зарубежным странам. Сведения о числах хромосом почерпнуты из работ Л. А. Александровой и Ю. Д. Соскова (1969), Е. М. Валович и Ю. Д. Соскова (1973).

В роде *Calligonum* выделены 4 секции: *Calliphysa* (Fisch. et Mey.) Borszcz., *Medusa* Sosk. et L. Alexandr., *Pterococcus* (Pall.) Borszcz., *Calligonum*.

Секция *Calliphysa* — монотипная и представлена видом *C. junceum* (Fisch. et Mey.) Litv. Это кустарник с корявыми, сильно изломанно-извилистыми ветвями. Плод — орешек со щетинками, покрытый снаружи сухой пленочкой. Вид состоит из 2 подвидов: типового и *C. junceum* ssp. *ludmilae* Sosk. Типовой подвид имеет ясно выраженные пленчатые раструбы; растет по склонам чинков преимущественно вокруг Аральского моря и в западной Бетпак-Дале. Его ареал приведен на рис. 1, 1.

Подвид *C. junceum* ssp. *ludmilae* отличается от типового отсутствием пленчатых раструбов. Встречается на известняках по предгорьям и невысоким останцовым горкам, по песчано-галечниковым и щебнистым повышенным равнинам. Имеет дизъюнктивный ареал в Туране. В западной

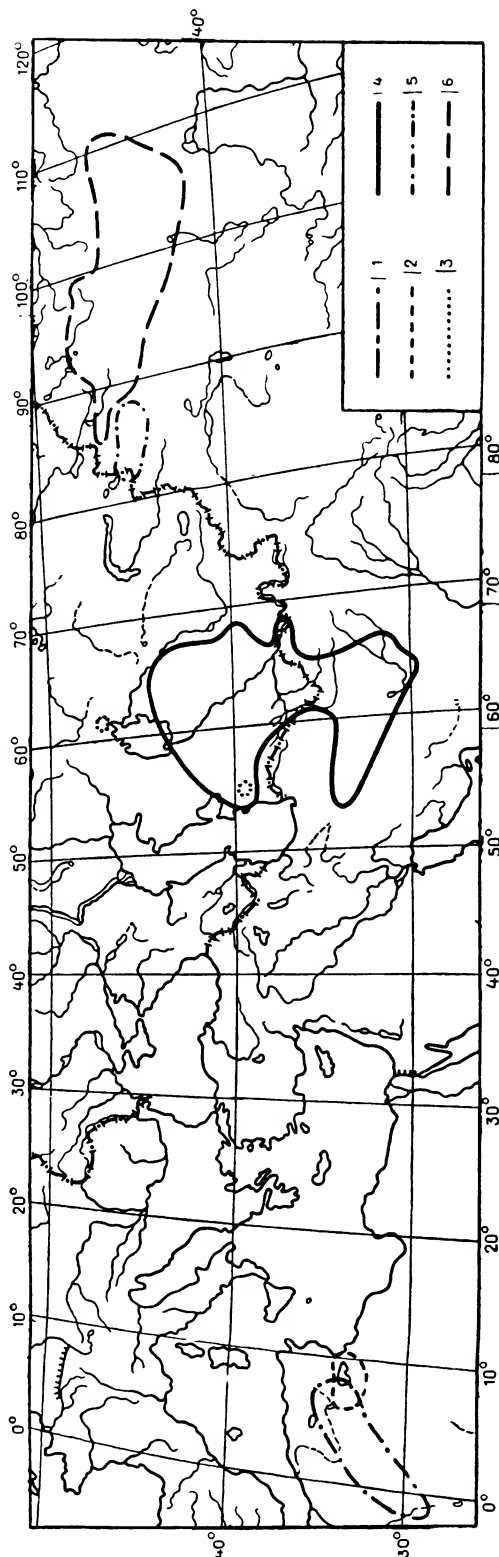


Рис. 2. Ареалы видов подсекции *Angustisulcata* Sosk. секции *Medusa* Sosk. et L. Alexandr.

1 — *C. azel* Maire, 2 — *C. calveana* Maire, 3 — *C. triste* Litv., 4 — *C. microcarpum* Borszcz., 5 — *C. ebinuricum* Ivanova ex Sosk., 6 — *C. mongolicum* Turcz.

части ареала он проникает в северной Иран (рис. 1, 2). Ареал подвида состоит из 3 частей: южноприкаспийско-амударьинской, прибалхашско-илийской и тьяншанско-алтайской предгорной. Насыщенность местонахождениями всех частей ареала слабая. Отдельные местонахождения или их группы сильно отдалены друг от друга и образуют как бы самостоятельные «островки». Такой же характер имеют местонахождения типового подвида. Ареалы подвигов соприкасаются только на юге Устюрта, но не связаны переходной полосой. Местонахождения переходной между подвидами формы большей частью расположены в пределах подвида *C. junceum* ssp. *ludmilae* (рис. 1, 4). У данного вида подвиды являются совершенно самостоятельными, достигшими почти видового уровня.

В целом, судя по ареалу, морфологическим признакам, диплоидному числу хромосом ($2n=18$) и характеру местообитаний, *C. junceum* следует считать одним из древних реликтовых видов рода. Поэтому и секция *Calliphysa* является древней.

Секция *Medusa* содержит 13 видов. Плоды их (орешки) покрыты щетинками, но не имеют крыльев. Поверхность орешка имеет ребра и бороздки. У одних видов бороздки узкие, неглубокие — от нитевидных до 0.7 мм шир., у других — глубокие и широкие: 1.2—2.5 мм шир. По этому признаку секция разделена на 2 подсекции: *Angustisulcata* Sosk. и *Medusa* (типовая).

Подсекция *Angustisulcata* объединяет 6 видов: *C. azel* Maire, *C. calvescens* Maire (ряд *Azel* Sosk.), *C. mongolicum* Turcz. (ряд *Mongolica* Sosk.), *C. ebinuricum* Ivanova ex Sosk., *C. triste* Litv. (ряд *Tristia* Sosk.), *C. microcarpum* Borszcz. (ряд *Microcarpa* Sosk.). Виды подсекции обладают диплоидным набором хромосом.

Ареалы видов подсекции образуют 3 группы, сильно обособленные друг от друга (рис. 2). Близкие 2 вида — *C. azel* и *C. calvescens* — имеют ареалы в северо-западной Африке (рис. 2, 1, 2). Другие 2 вида — *C. triste* и *C. microcarpum* — распространены в Иране и южном Туране (рис. 2, 3, 4). *C. ebinuricum* и *C. mongolicum* имеют центральноазиатские (китайско-монгольские) ареалы (рис. 2, 5, 6). Географические связи между этими 3 группами в настоящее время, естественно, отсутствуют. Можно поэтому допустить, что виды подсекции занимают древнее исходное положение в секции *Medusa* и могли быть географически связаны между собою лишь в прошлом, через первоначальные древние формы подсекции, которые, вероятно, имели обширные ареалы от северо-западной Африки до Центральной Азии. Эти формы произошли, по-видимому, от древней секции *Calliphysa* (Сосков, 1974).

Типовая подсекция *Medusa* объединяет 7 видов: *C. eriopodum* Bunge, *C. dielsianum* Hao (ряд *Pubescentia* Sosk.), *C. rubescens* Mattei (ряд *Rubescientia* Sosk.), *C. arborescens* Litv. (ряд *Arborescentia* Sosk.), *C. murex* Bunge, *C. litvinovii* Drob. (ряд *Recurvata* Sosk.), *C. caput-medusae* Schrenk (ряд *Caput-medusae* Sosk.). 2 вида подсекции являются тетраплоидами ($2n$ хромосом=36).

В отличие от подсекции *Angustisulcata* ареалы видов типовой подсекции имеют более компактное общее расположение (рис. 3). Среди них *C. rubescens* обладает дизъюнктивным ареалом, состоящим из 3 частей: южноиранской, туранско-североиранской и китайской (рис. 3, 1). Ареалы остальных видов (рис. 3, 2—7) так или иначе связаны с ареалом *C. rubescens*, который, очевидно, участвовал в образовании почти всех видов подсекции. Таким образом, внутри типовой подсекции имеются и сравнительно древние виды, и молодые виды, являющиеся тетраплоидами. Последние занимают восточную часть общего ареала подсекции.

Для некоторых видов подсекции характерен высокий полиморфизм, указывающий на их пластичность и относительную молодость. К ним можно отнести *C. litvinovii*, обладающий 7 синонимами, отражающими формовое разнообразие вида.

Вид подсекции *C. eriopodum* разделен на 2 подвида: типовой и *C. eriopodum* ssp. *turkmenorum* Sosk. et Astan. (рис. 4). У типового подвида ве-

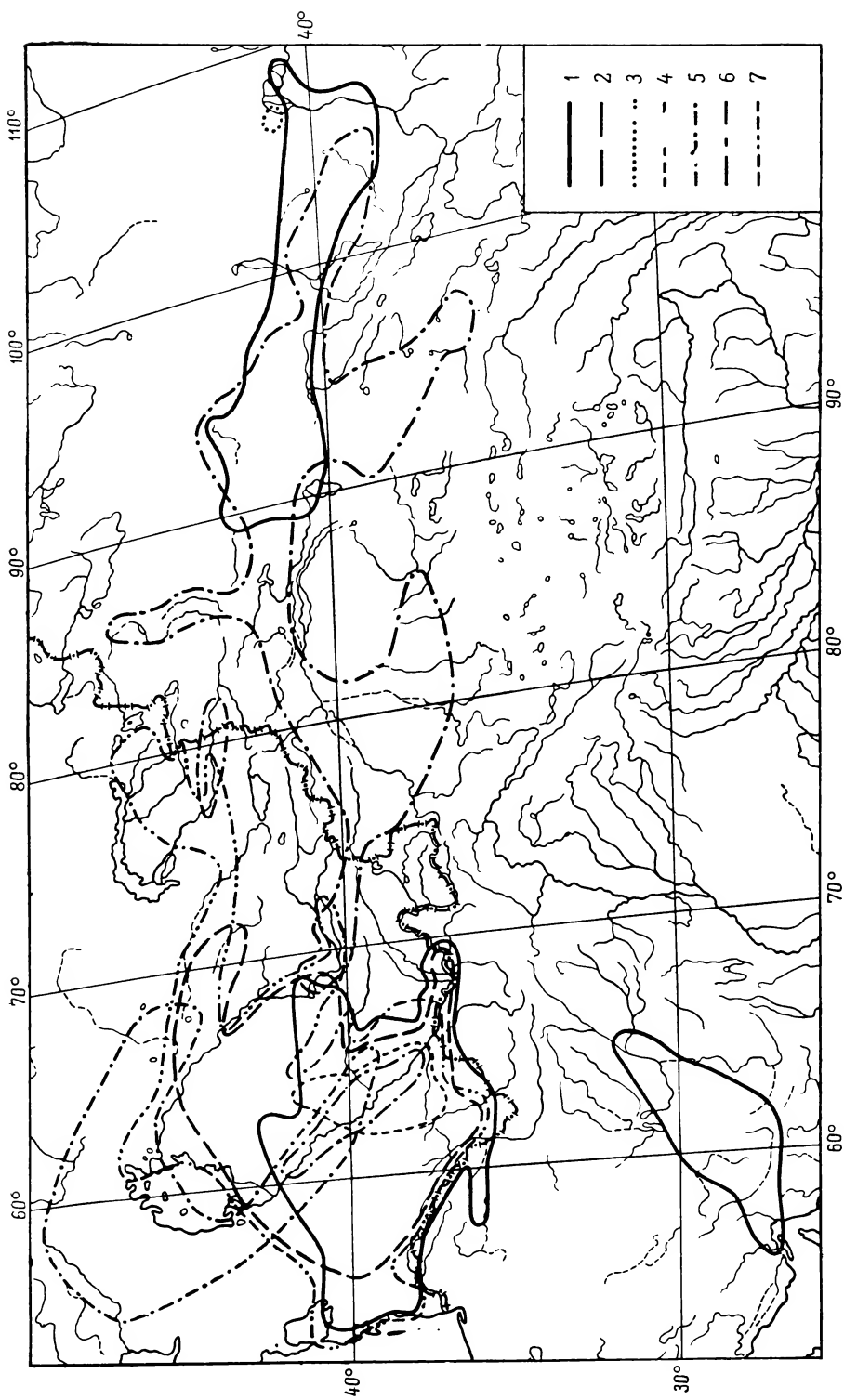


Рис. 3. Ареалы видов подсекции *Medusa* секции *Medusa* Sorsk. et L. Alexandr.

1 — *C. rubescens* Mattei, 2 — *C. erlupodum* Bunge, 3 — *C. dieblanum* Hao, 4 — *C. arborescens* Litv. 5 — *C. murex* Bunge, 6 — *C. titvinovii* Drob., 7 — *C. ca-put-medusae* Schrenk.

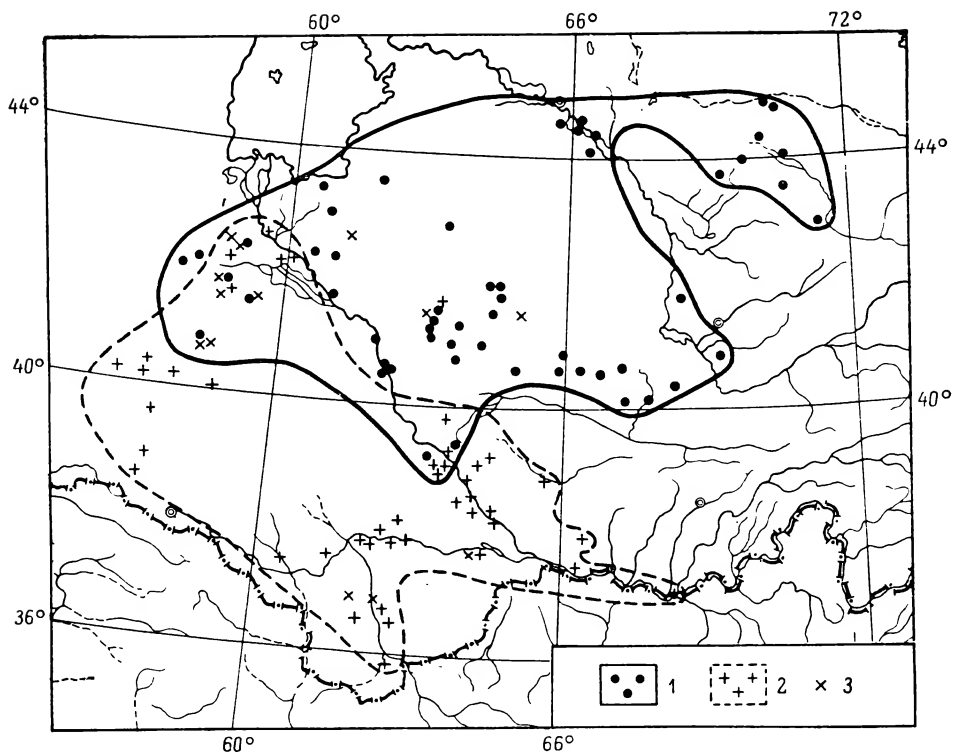


Рис. 4. Ареалы подвидов *C. eriopodum* Bunge.

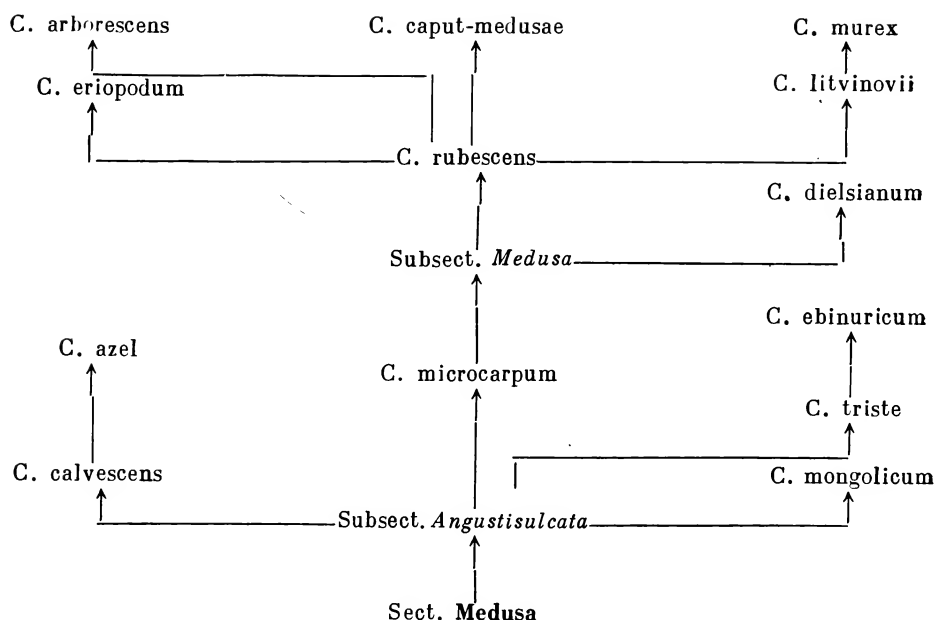
1 — *C. eriopodum* ssp. *eriopodum*, 2 — *C. eriopodum* ssp. *turkmenorum* Sosk. et Astan., 3 — местонахождения переходной между подвидами формы.

ленные веточки гладкие, без волосков. Растет по вершинам песчаных гряд. У подвида туркменского зеленые веточки покрыты короткими простыми волосками. Растет на закрепленных участках песков, по понижениям между песчаных гряд. Типовой подвид приурочен преимущественно к Кызылкумам и Муюнкумам (рис. 4, 1), а подвид туркменский встречается в Каракумах (рис. 4, 2). Ареалы подвидов перекрываются в нижней части бассейна Амударьи. В этой полосе, а также несколько севернее и южнее от нее отмечены местонахождения переходной между подвидами формы (рис. 4, 3).

Подвиды *C. eriopodum* в свете современных воззрений можно считать типичными: каждый подвид имеет самостоятельную часть ареала и оба подвида связаны друг с другом переходной формой, особенно обильно представленной в зоне налегания их ареалов. Это обстоятельство, а также в целом компактный ареал вида указывают на сравнительную молодость *C. eriopodum* внутри подсекции *Medusa*. Представители подсекции, особенно *C. rubescens* и *C. caput-medusae*, активно гибридизируют с видами секции *Calligonum*, что указывает на их филогенетическую связь как теперь, так и в прошлом.

Если наложить ареалы видов подсекций *Angustisulcata* (рис. 2) и *Medusa* (рис. 3), будет видно, что наибольшее число видов секции (5—6) сосредоточено в южном Туране, особенно по бассейну Амударьи. Вероятно, здесь представители подсекции *Angustisulcata* дали начало видам подсекции *Medusa* (через *C. rubescens*), которые в дальнейшем распространились на восток (до Центральной Азии).

С учетом сказанного и принимая во внимание морфолого-экологические и цитологические особенности видов, мы составили схему межвидовых географо-генетических связей внутри секции *Medusa*. Согласно схеме, исходное положение в секции занимают виды подсекции *Angustisulcata*. Туранский вид подсекции — *C. microcarpum* был, вероятно,



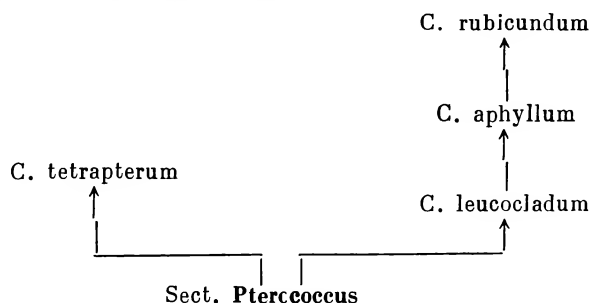
начальным, давшим развитие представителям подсекции *Medusa*, среди видов которой более древним следует считать *C. rubescens*.

Секция *Pterococcus* содержит виды, имеющие крылатые плоды. Крылья или голые, или несут короткие простые щетинки. Секция объединяет 5 видов: *C. leucocladum* (Schrenk) Bunge (ряд *Leucoclada* Sosk.), *C. aphyllum* (Pall.) Guerke, *C. rubicundum* Bunge (ряд *Aphylla* Sosk.), *C. bungei* Boiss., *C. tetrapterum* Jaub. et Spach (ряд *Tetraptera* Sosk.).

Ареалы видов секции показаны на рис. 5. Все виды распространены в пределах Турана и Передней Азии. 2 вида из 5 — *C. leucocladum* и *C. aphyllum* — имеют ареалы, накладывающиеся друг на друга на большом пространстве (рис. 5, 1, 2). Из них более северные пределы распространения имеет *C. aphyllum*, который, на наш взгляд, является более молодым видом секции. Он — тетраплоид с числом хромосом ($2n$), равным 36. Среди остальных 3 видов *C. rubicundum* имеет узколокальный ареал в окрестностях оз. Зайсан и по Черному Иртышу (рис. 5, 3); *C. bungei* и *C. tetrapterum* имеют переднеазиатские дизъюнктивные ареалы (рис. 5, 4).

В этой секции одним из исходных видов несомненно является диплоид *C. leucocladum*. Он пластичен, расчленен на подвиды и активно скрещивается, так же как и производный от него *C. aphyllum*, с представителями секции *Calligonum*, порождая межсекционные гибриды. *C. bungei* и очень близкий к нему *C. tetrapterum* имеют совпадающие ареалы и представляют несомненно единый таксон (Сосков, 1968). Они относятся к числу исходных видов секции.

Филогенетическая схема видов секции, составленная с учетом распределения их ареалов, приведена ниже.



Исходное положение здесь занимают *C. leucocladum* и *C. tetrapterum*, возникшие по-видимому, в предгорьях северного Ирана. При дальней-

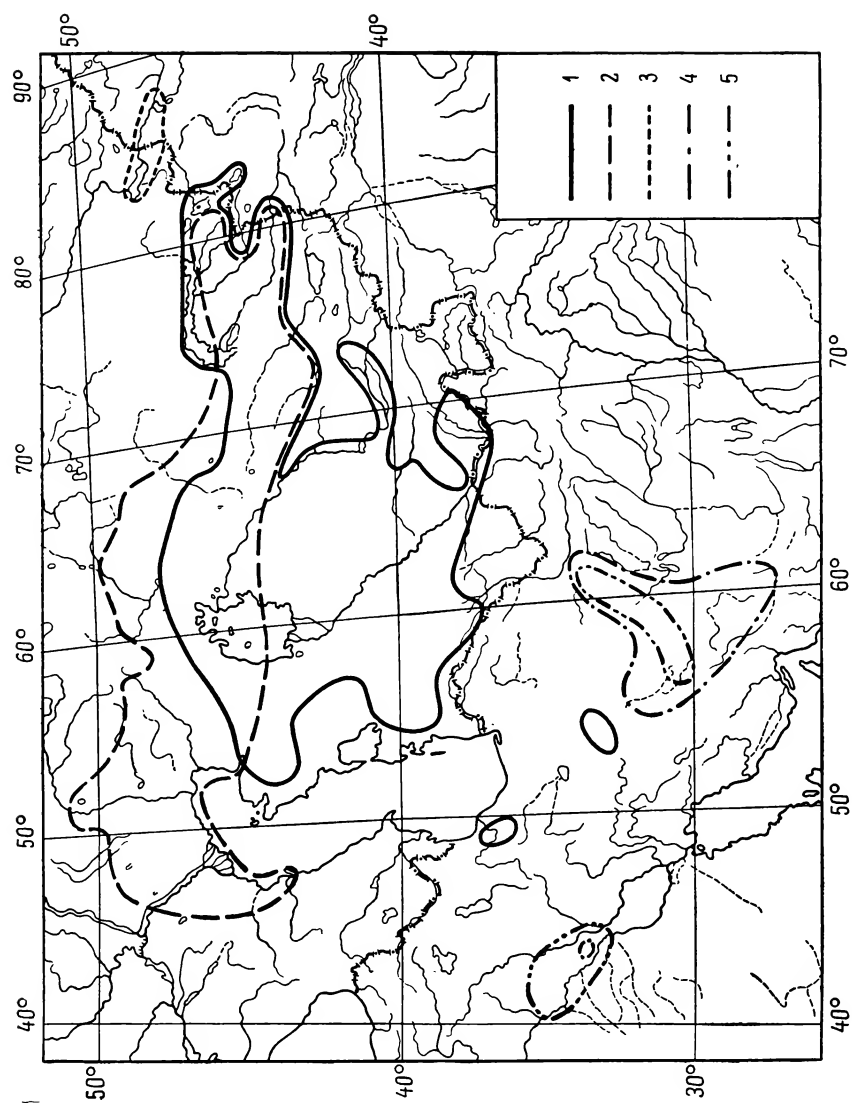


Рис. 5. Ареалы видов секции *Pterococcos* (Pall.) Borszcz.

1 — *C. leucocladum* (Schrenk) Bunge, 2 — *C. apophyllum* (Pall.) Guérke, 3 — *C. rubicundum* Bunge, 4 — *C. bungei* J. S. Boiss., 5 — *C. tetrapterum* Jaub. et Spach.

шем формообразовании представители секции продвигались на север и восток.

Между секциями *Pterococcus* и *Medusa* в настоящее время связующих видов нет. Не было их, очевидно, и в прошлом. Представители секций почти не гибридизируют. Известны только 2 гибрида между ними — *C. × pseudotetrapterum* и *C. × barsukiense*, описанные из северного Приаралья, редко встречающиеся и очень близкие друг к другу. Один из них по плодам явно похож на *C. acanthopterum* Borszcz. из секции *Calligonum*.

Туранские виды секции *Pterococcus* обладают высоким полиморфизмом. Для *C. aphyllum* и *C. leucocladum* это неудивительно, так как они располагают обширными ареалами, на протяжении которых имеются разнообразные местообитания. Многочисленными формами представлен и *C. rubicundum*, имеющий узколокальный ареал в Зайсанской котловине и в долине Черного Иртыша. В пределах его ареала было описано в качестве видов еще 25 форм. Несомненно, этот вид является одним из самых молодых в секции.

Виды *C. leucocladum* и *C. aphyllum* подразделены на подвиды: первый — на 3 подвида и второй — на 2. Подвиды *C. leucocladum* следующие: типовой, *C. leucocladum* ssp. *persicum* (Boiss. et Buhse) Sosk. и *C. leucocladum* ssp. *elegans* (Drob.) Sosk. У типового подвида плоды желтые; растет на грядово-бугристых полужакрепленных песках. У подвида персидского плоды красные; встречается в предгорьях по древним руслам рек, на продуктах разрушения серых песчаников. У подвида изящного плоды бывают и желтые и красноватые, но меньших размеров, чем у остальных подвидов, и кусты его менее высокие; растет на мелких песках по чинкам и адырам, вблизи выхода или залегания серых песчаников, известняков и других коренных пород. Подвид персидский имеет более южное расположение, чем остальные. Под Каспийским морем (Казвин, юг пустыни Деште-Кевир) есть «островки» его ареала, отдаленные от основной туранской части. Этот подвид вместе с типовым имеют перекрывающиеся на широкой полосе ареалы; местонахождения промежуточной формы подвидов прослеживаются на большей части их ареалов.

Подвид изящный почти полностью повторяет очертания ареала подвида типового. Ю. Д. Сосков считает его экологическим подвидом, встречающимся на более жестких субстратах на повышенных участках рельефа по сравнению с типовым подвидом. И по морфологическим признакам он довольно резко отличается от остальных подвидов.

Несомненно здесь мы имеем дело с более молодыми подвидами, чем это было у *C. eriorodum* и тем более у *C. junceum*. Самостоятельные части ареалов подвидов типового и персидского по площади незначительные, а зона налегания ареалов широкая. Исходным среди них несомненно следует считать подвид персидский. Следовательно, *C. leucocladum* первоначально сформировался на юге современного ареала, откуда шло его продвижение на север и северо-восток.

Что касается 2 подвидов *C. aphyllum*, то они тоже молодые. Здесь типовой подвид является исходным, а *C. aphyllum* ssp. *heptapotamicum* Sosk. — производным от него, который больше походит на экологическую форму, лишенную самостоятельной части ареала.

Представители секции *Calligonum* имеют крылатые плоды, покрытые щетинками. К секции относятся следующие 8 видов: *C. setosum* Litv. (ряд *Setosa* Sosk.), *C. santonianum* Korov., *C. crinitum* Boiss., *C. polygonoides* L. (ряд *Comosa* Sosk.), *C. klementzii* Losinsk., *C. crispum* Bunge, *C. bakuense* Litv., *C. acanthopterum* Borszcz. (ряд *Acanthoptera* Sosk.).

Ареалы видов секции показаны на рис. 6. В целом они занимают огромное пространство Средиземноморской и частично Сахаро-Синдской флористических областей с протяженностью от северо-западной Африки до бассейна р. Инд, долины р. Или и Зайсанской котловины. Один вид (*C. klementzii*) распространен даже в предгорьях Джунгарии (Центральная Азия). Ареал *C. crinitum* дизъюнктивный (рис. 6, 4) и состоит из 2 частей: индско-герирудской и южноаравийской. На площади первой

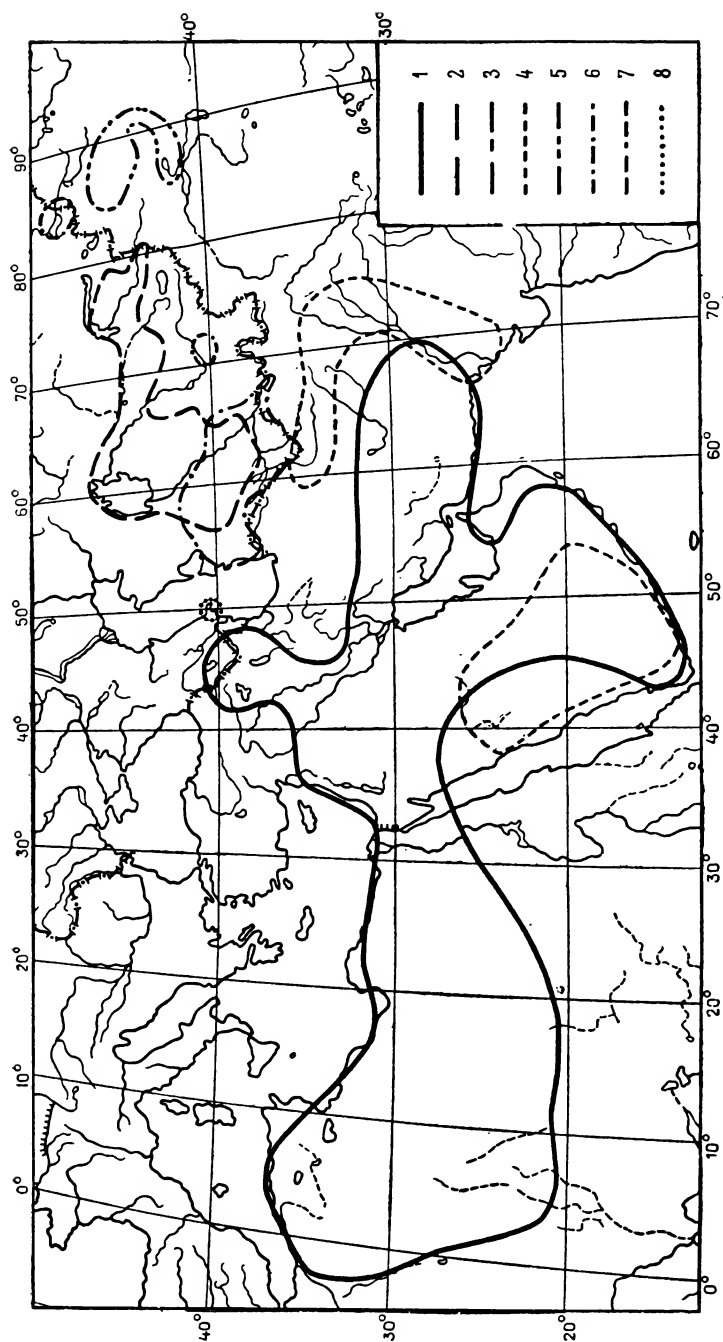


Рис. 6. Ареалы видов секции
Calligonum.

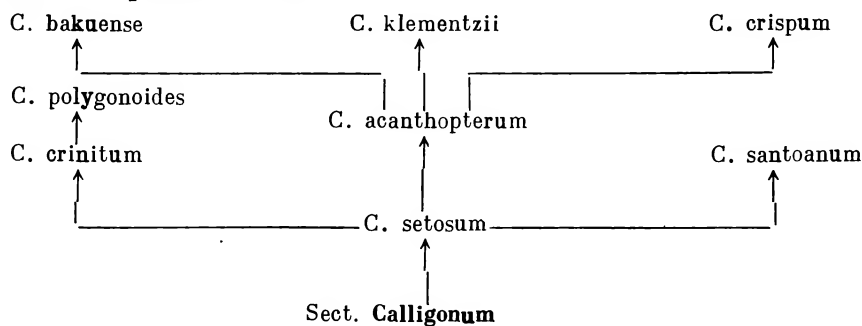
1 — *C. polygonoides* L., 2 — *C. aca-*
thopterum Borsacz., 3 — *C. se-*
tosum Litv., 4 — *C. crinitum* Bolss.,
5 — *C. klementzii* Losinsk., 6 —
C. crispum Bunge, 7 — *C. sanio-*
anum Korov., 8 — *C. bakuense*
Litv.

части встречается типовой подвид, а на второй — подвид *C. crinitum* ssp. *arabicum* (Sosk.) Sosk. Ареалы подвидов в настоящее время друг с другом не соприкасаются. Здесь типовой подвид следует считать исходным для вида.

Внутри секции исходным видом является, вероятно, *C. setosum*, имеющий южнотуранский компактный ареал (рис. 6, 3). Это диплоид, который дал начало непосредственно 3 видам: близкому к нему и очень пластичному *C. acanthopterum* (рис. 6, 2), распространившемуся к северу и северо-востоку от *C. setosum*, *C. crinitum* (через его типовой подвид), который мигрировал на юг и юго-запад, и *C. santoanum*, локализованному в западной Фергане (рис. 6, 7). В этой группе наиболее молодым видом следует считать *C. acanthopterum*, являющийся тетраплоидом ($2n=36$). К востоку от своего ареала он образовал 2 локальных вида — *C. klementzii* и *C. crispum* (рис. 6, 5, 6), а к западу — вид с узколокальным ареалом *C. bakuense* (рис. 6, 8). Все 3 производных вида — тетраплоиды и характеризуются высоким полиморфизмом.

Восьмой вид секции — *C. polygonoides* произошел, очевидно, от *C. crinitum* и, продвигаясь в западном направлении, охватил своим ареалом обширное пространство в Передней Азии и в северной Африке (рис. 6, 1). Это преимущественно тетраплоид, на выступе ареала в Закавказье попадаются даже гексаплоидные экземпляры ($2n=54$). Вид разделен на 2 подвиды: типовой, имеющий обширный сахаро-переднеазиатский ареал, и *C. polygonoides* ssp. *laristanicum* (Rech. f. et Schiman-Czeika) Sosk., встречающийся в южных частях Ирана, Афганистана и Пакистана, а также на западном побережье Персидского залива (район г. Эль-Катиф) — в пределах до 70° в. д. Ареалы подвидов налагаются лишь в узкой полосе в южном Пакистане и у западного побережья Персидского залива. Исходным для вида является, вероятно, подвид ларистанский.

Схема филогенетических связей видов секции *Calligonum*, обоснованных ареографией, а также морфолого-экологическими и цитологическими признаками, приведена ниже.



Молодые представители секции *Calligonum* обладают высокой пластичностью и образуют межсекционные гибриды с видами секций *Pterococcus* и *Medusa*, что указывает на филогенетическую близость названных секций. Наиболее высокую пластичность в образовании гибридов показывает *C. acanthopterum*, который сочетается с такими видами, как *C. leucocladum*, *C. aphyllum*, *C. murex*, *C. caput-medusae*. Из описанных различными авторами 16 гибридов мы приводим местонахождения 5 (рис. 7, 1—5). Как видно, их местонахождения единично или группами распределены внутри очертаний ареалов родительских видов (рис. 7, 6—9) и гибриды не располагают самостоятельными четко выраженными ареалами. Другие гибриды, не охваченные рисунком, характеризуются подобным же распространением. Значительная насыщенность местонахождений и разнообразие гибридов наблюдаются в низовьях Амударьи и под Аральским морем, вблизи ст. Чиили на Сырдарье, в юго-восточных Муюнкумах.

Судя по распространению, гибриды рода *Calligonum* не являются видами, а представляют межсекционные гибридные формы, образованные в местах соприкосновения соответствующих видов. Таким образом,

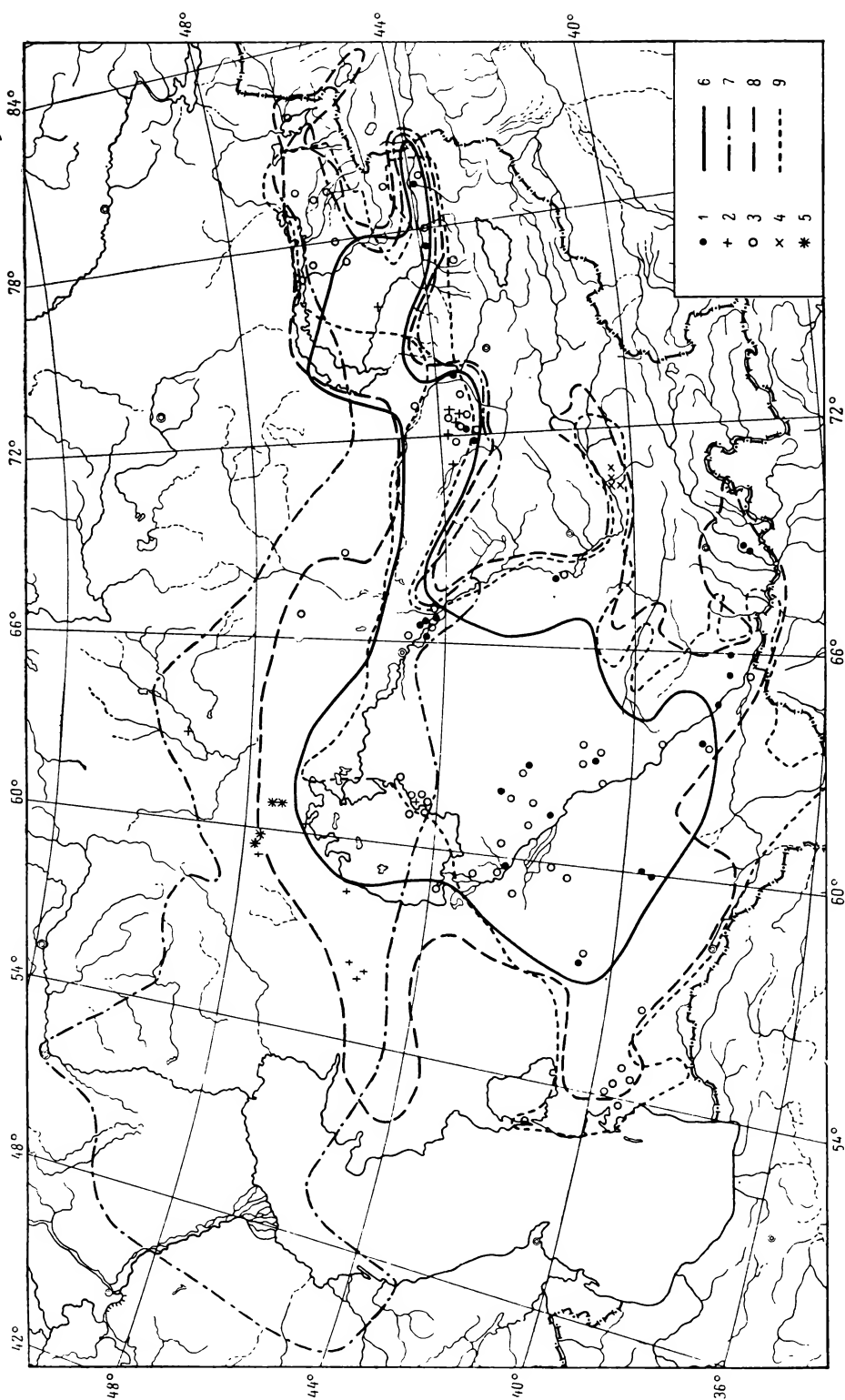


Рис. 7. Распространение гибридов, образованных скрещиванием видов секций *Calligonum*, *Pterococcus*, *Medusa* и очертания ареалов родительских видов.

Местонахождения гибридов: 1 — *C. × dubianskyi* Pavl. (*C. asanthopterum* × *C. leucocladum*), 2 — *C. × spinulosum* Drob. (*C. asanthopterum* × *C. arphyllum*), 3 — *C. × denaui* Botszsch. (*C. asanthopterum* × *C. caput-medusae*), 4 — *C. × calcareum* Pavl. (*C. leucocladum* × *C. santonianum*), 5 — *C. × pseudotetrapterum* Sosk. (*C. arphyllum* × *C. murex*), Очертания ареалов: 6 — *C. asanthopterum* Botszsch., 7 — *C. arphyllum* (Pall.) Guerke, 8 — *C. leucocladum* (Schrenk) Bunge, 9 — *C. caput-medusae* Schrenk.

подтвердилось предположение Е. Г. Боброва (1963 : 1738) о гибридной природе ряда видов в роде жузгун и о том, что большая часть их является результатом интрогрессивной гибридизации, развернувшейся на вышвободившейся из-под воды суше в ходе сокращения Арало-Каспийского бассейна.

О филогенетических связях секций рода *Calligonum* в литературе имеются противоречивые взгляды. Одна группа ученых (Попов, 1940; Родин, 1948; Гранитов, 1964; Быков, 1968) считает, что секция *Calliphysa* была исходной для рода. У существующего ныне ее вида плоды поверх щетинок покрыты оболочкой. Затем от *Calliphysa* последовательно образовались представители секций *Medusa*, *Calligonum* и *Pterococcus* — соответственно виды со щетинистыми плодами без оболочки → → виды с крылато-щетинистыми плодами → виды с крылатыми плодами без щетинок.

Другие ученые (Дробов, 1950, 1952; Базилевская, 1955) указывали, что эволюционное развитие рода шло в обратном направлении, по линии *Pterococcus* → *Calligonum* → *Medusa* → *Calliphysa*. Н. А. Базилевская (1955) вообще отрицает генетическую связь секции *Calliphysa* с другими секциями, считая ее обособленной ветвью предков рода. Приведенные взгляды почти целиком основаны на морфологических признаках плодов и некотором учете характера местообитаний видов секций.

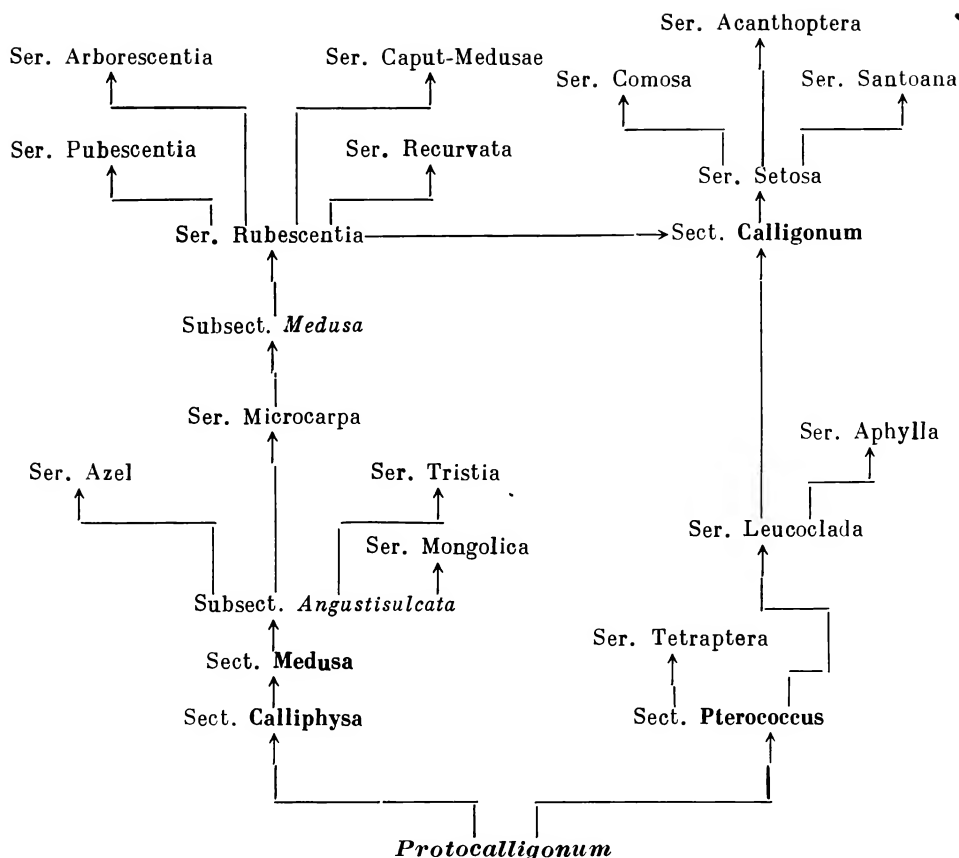
Более полно учтя экологические особенности видов, Ю. П. Парпиев (1974) пришел к выводу, что род *Calligonum* имеет 2 исходных корня, представляющих секции *Calliphysa* и *Pterococcus*. Затем *Calliphysa* дала начало части видов секции *Medusa*, а секция *Pterococcus* образовала секцию *Calligonum* и последняя — другую часть видов секции *Medusa*. Таким образом, по мнению Ю. П. Парпиева, представители секции *Medusa* имеют бифилетическое происхождение.

Во всех названных концепциях вне поля зрения остался географизм представителей рода, не принимались во внимание особенности их ареалов. На основании данной выше ареографической характеристики и с учетом морфолого-экологических и цитологических особенностей представителей рода ниже приведена схема филогенетических связей секций, подсекций и рядов.

Как видно из схемы, секции *Calliphysa* и *Pterococcus* являются наиболее древними. Вид первой секции и некоторые виды второй обладают дизъюнктивными или резко обособленными друг от друга ареалами. Древние представители секции *Calliphysa*, сбросив оболочку плода, дали начало видам подсекции *Angustisulcata* секции *Medusa*, обладающим в настоящее время далеко отстоящими друг от друга ареалами. Следовательно, данная подсекция также является достаточно древней и она через северо-иранско-южнотуранский ряд *Microcarpa* дала начало (очевидно, в плейстоцене) относительно более молодой подсекции *Medusa* секции *Medusa*. В дальнейшем подсекция *Medusa* (ряд *Rubescens*) участвовала (вместе с представителями секции *Pterococcus*) в образовании исходной гибридной группы (ряд *Setosa*) секции *Calligonum*.

По другой линии древние представители секции *Pterococcus* в связи с усилением аридизации климата и образованием подвижных песчаных субстратов в плейстоцене (Герасимов, 1937) продолжали самостоятельное формообразовательное развитие, создавая молодые виды, приспособленные к новым условиям. В то же время их исходная группа (ряд *Leucoclada*) принимала участие (вместе с представителями подсекции *Medusa*) в вырабатке исходной гибридной группы (ряд *Setosa*) секции *Calligonum*.

Таким образом, начальные представители секции *Calligonum* (ряд *Setosa*), вероятно, сформировались бифилетически — гибридизационно от скрещивания представителей секций *Medusa* (подсекция *Medusa*) и *Pterococcus*. В дальнейшем секция *Calligonum* развивалась самостоятельно, образовав современные молодые виды. Последние обладают сравнительно компактными ареалами, являются полиплоидами, очень пластичны и активно участвуют в образовании межсекционных гибридов, скрещиваясь



с видами секций *Medusa* и *Pterococcus* (Сосков, 1975a). Следовательно, секция *Calligonum* внутри рода является самой молодой, а между секциями прослеживается следующая филогенетическая связь: **Calliphysa** → **Medusa** → **Calligonum** — по одной линии и **Pterococcus** → **Calligonum** — по другой.

Географические связи секций рода *Calligonum* показаны на рис. 8. Весь род занимает значительные пространства Средиземноморской, Центральноазиатской и частично Сахаро—Синдской флористических областей (от 1° з. д. до 111° в. д.). Однако в Центральной Азии встречаются лишь некоторые представители секции *Medusa* (рис. 8, 1), а на просторах Сахары и Аравии — в основном несколько видов секции *Calligonum* (рис. 8, 2). Кроме того, в северо-западной Африке локальное распространение имеют 2 вида древней подсекции *Angustisulcata* секции *Medusa*.

На территории Туранской флористической подобласти (Мусаев, 1966) Средиземноморской области встречаются представители всех секций рода. На южных окраинах Турана или в северном Иране находится и генетический центр формирования рода, откуда шло продвижение видов на север, запад и восток. Из 27 известных в настоящее время видов *Calligonum* в пределах Турана как эндемики встречаются 12 и как субэндемики — 2 вида. Еще 3 вида имеют туранско-иранское или туранско-центральноазиатское распространение. Следовательно, непосредственно к Турану тяготеют 17 видов. Чисто зарубежными ареалами обладают только 10 видов из 27. Поэтому Туран следует считать наиболее насыщенной видами частью ареала рода *Calligonum*, центром видового разнообразия рода.

На рис. 9 показана карта-схема видовой насыщенности ареала рода *Calligonum* в Туране и прилегающих частях северного Ирана и Центральной Азии. Как видно, на значительных площадях сопредельных зарубежных территорий, как правило, встречаются по одному, реже по 2 вида

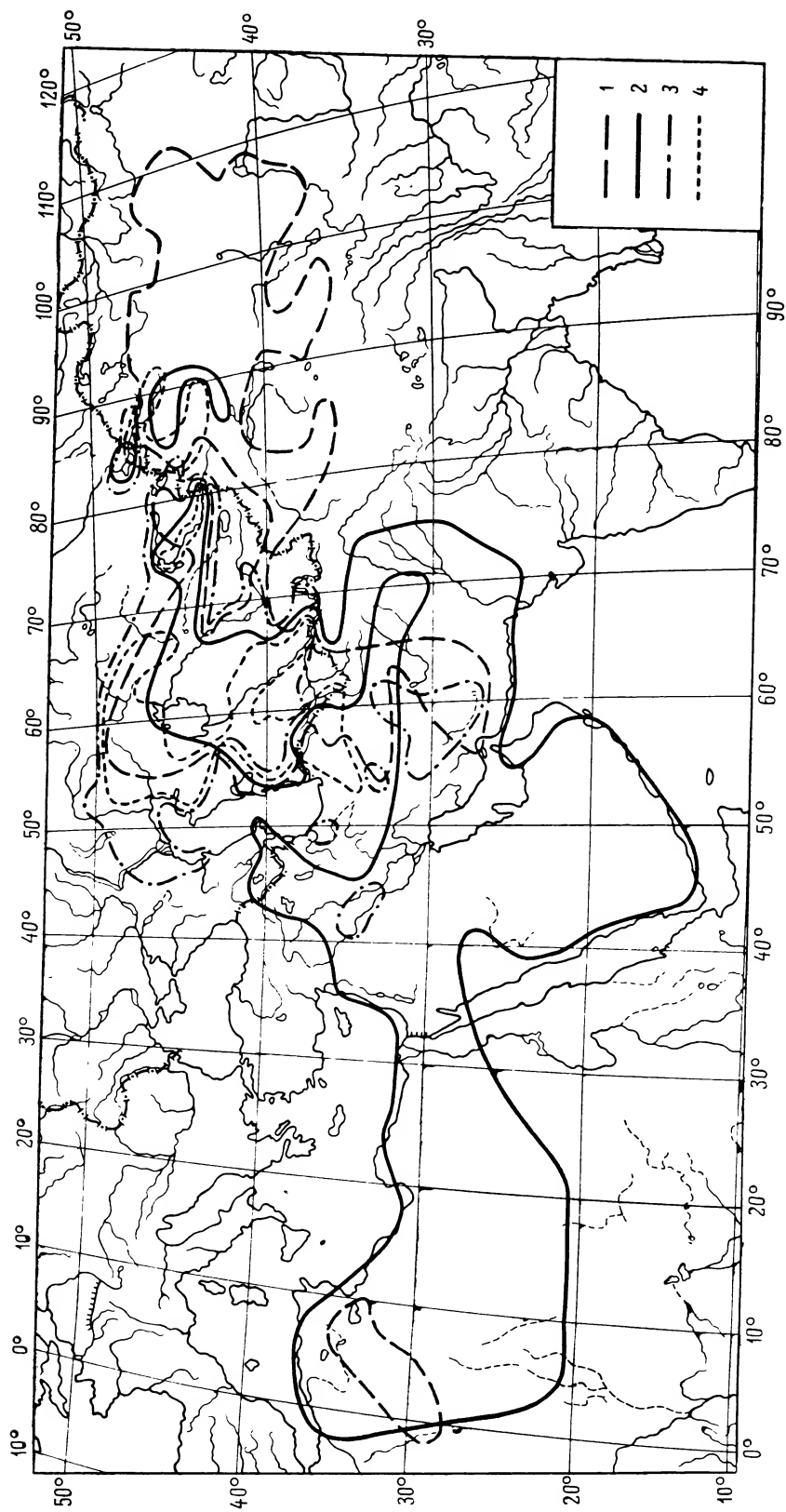


Рис. 8. Ареалы секций рода *Calligonum* L.

1 — *Medusa* Sosk. et L. Alexandr., 2 — *Calligonum*, 3 — *Pterococcus* (Pall.) Borszcz., 4 — *Calliphysa* (Fisch. et Mey.) Borszcz.

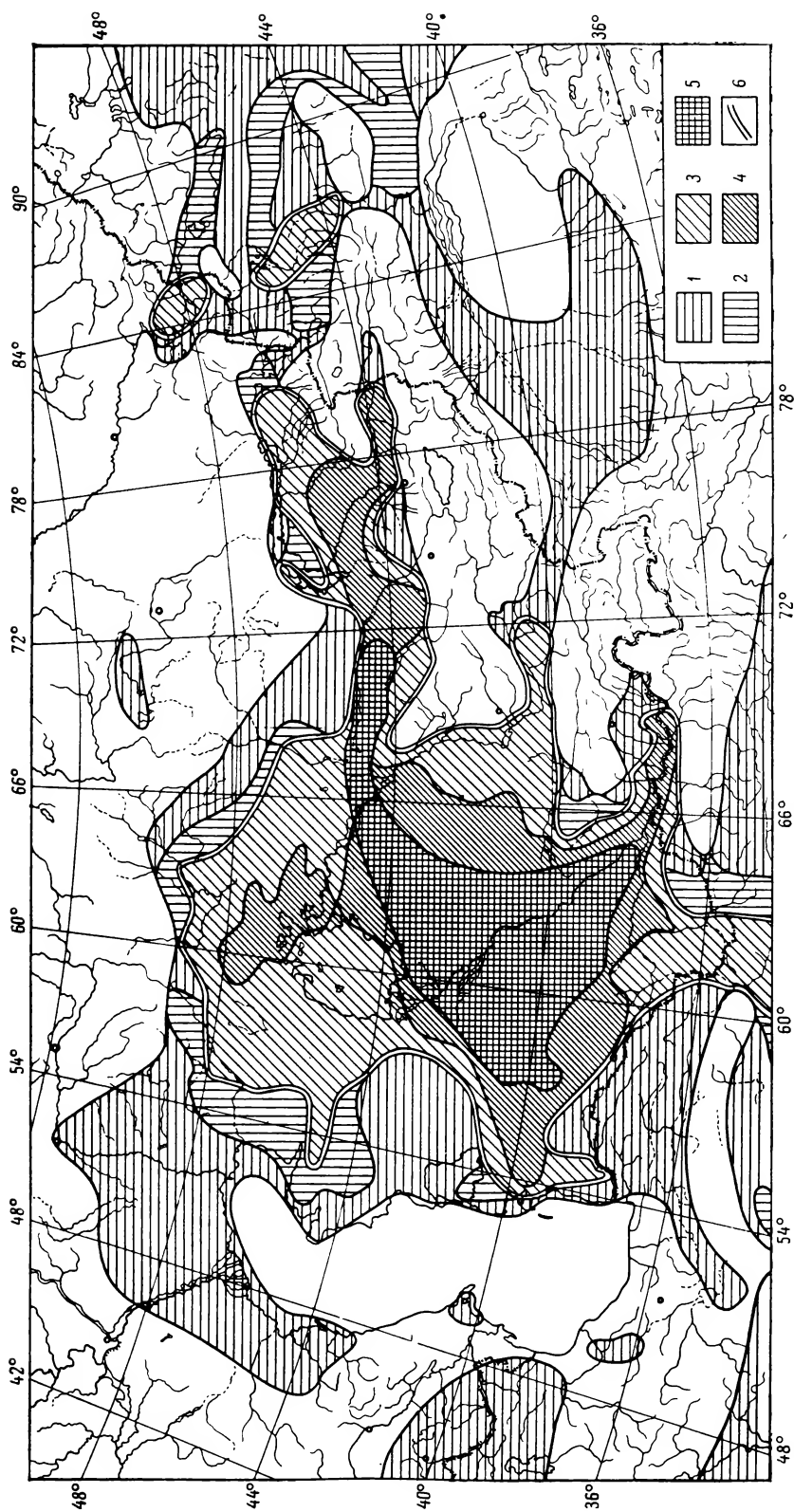


Рис. 9. Карта-схема видовой насыщенности ареала рода *Calligonum* L. в Туране и сопредельных районах северного Ирана и Центральной Азии.

1 — площади с 1 видом; 2 — площади с 2 видами; 3 — площади с 3—5 видами; 4 — площади с 6—8 видами; 5 — центр видовой насыщенности с 9—12 видами; 6 — граница части ареала рода, в пределах которой встречаются 3 и больше видов.

(рис. 9, 1, 2). В Туране площади с 1 видом охватывают районы, прилегающие к Каспийскому морю, и небольшие участки на восточных окраинах ареала.

Та часть ареала рода, где встречаются 3 и больше видов, на рисунке показана двойной линией (рис. 9, 6). Она охватывает Каракумы, Кызылкумы, Приаралье, западную часть Ферганской котловины, Муюнкумы и южное Прибалхашье до предгорий Тянь-Шаня. Вне пределов этой обширной части отдельные пятна с 3—5 видами наблюдаются в Зайсанской котловине и Джунгарии (рис. 9, 3). Внутри этой части ареала 3—5 видов встречаются в Приаралье, юго-восточных Кызылкумах с Ферганой, в юго-восточном Прибалхашье, а также по долинам рек Теджен и Мургаб, проникая в северный Иран. От этих территорий к центру наблюдаются узкие полосы ареала с 6—8 видами. Они более или менее значительные в западной Туркмении, центральных Каракумах и в южном Прибалхашье (рис. 9, 4).

Самый центр Туранской части ареала рода насыщен 9—12 видами (рис. 9, 5). Этот район охватывает среднюю и нижнюю части бассейна Амударьи с прилегающими участками Каракумов и северных Кызылкумов, а также западную часть Муюнкумов. В этом центре встречаются представители всех секций рода. Здесь, во вторичном генетическом центре формировались определенные виды рода. Очаг же исходных представителей рода, относящихся к секциям *Calliphysa* и *Pterococcus*, мог находиться, вероятно, южнее насыщенного видами центра — в предгорьях южных окраин Турана или северного Ирана.

Что касается в р е м е н и в о з н и к н о в е н и я п р е д к о в *Calligonum*, то палинологические данные В. С. Корниловой (1963, 1966, по Парпиеву, 1974) говорят о существовании их с середины палеогена (в эоцене). Е. М. Лавренко (1962) указывает для них даже меловой период. Во всяком случае первые современные представители исходных секций *Calliphysa* и *Pterococcus* не могли появиться раньше середины или конца палеогена, так как до этой эпохи современные территории Ирана и Средней Азии (в частности Турана) были покрыты водами древнего Средиземного моря — Тетиса (Герасимов, 1937).

В неогене, после образования иранской и туранской суши, вероятно, продолжали формироваться виды *Calligonum*, характерные для жестких щебнисто-глинистых и гипсоносных субстратов. Лишь в конце неогена (плиоцен) и затем особенно в плейстоцене в Туране начали появляться, так же как в Северной Африке и Передней Азии, громадные песчаные пространства в связи с усилением аридизации климата и воздействия ветра. В это время могли усиленно формироваться виды секции *Medusa* и ряд относительно молодых видов секции *Pterococcus*, приспособившиеся к существованию в континентальном климате на местообитаниях с сильно или слабо подвижными песчаными субстратами. Процесс видообразования продолжался, очевидно, и в голоцене, когда возникло большинство видов самой молодой гибридной секции *Calligonum*.

ЛИТЕРАТУРА

- Александрова Л. А., Ю. Д. Сосков. (1969). Хромосомные числа видов рода *Calligonum* L. в связи с систематикой рода. Бот. ж., 54, 2. — Б а з и л е в с к а я Н. А. (1955). Род *Calligonum* L. и направление эволюции его видов. Тр. Репетекск. песч.-пуст. станции АН Туркм.ССР, 3. — Б о б р о в Е. Г. (1963). Состояние и перспективы изучения отечественной флоры. Бот. ж., 48, 12. — Б о р о в с к и й Г. Ф., Г. А. З и н о в е в, В. Н. М и н е р в и н, Н. А. М о р д в и н о в, И. А. М о с о л о в, Н. Т. Н е ч а е в а, Н. Н. П е л ь т. (1940). Кормовые растения равнинной Туркмении. Тр. Туркм. респ. опытно-станции по животнов., 1: 1—322. — Б ы к о в Б. А. (1968). О происхождении песчаной растительности Средней Азии и Казахстана. Проблемы освоения пустынь, 1. — В а л о в и ч Е. М., Ю. Д. С о с к о в. (1973). Хромосомные числа видов рода *Calligonum* L. Бот. ж., 58, 4. — Г е р а с и м о в И. П. (1937). Основные черты развития современной поверхности Турана. Тр. Инст. географии АН СССР, 25. — Г о д в и н с к и й М. И. (1961). Новые виды рода *Calligonum* L. из Казахстана. В кн.: Материалы к флоре и растительности Казахстана. — Г р а н и т о в И. И. (1964). Растительный покров юго-западных Кызылкумов. I. — Д р о б о в В. П. (1950). Экология некоторых древесных и кустарниковых форм расте-

Узбекистана. Изв. АН УзССР, 2. — Д р о б о в В. П. (1952). Растительность песчаных пустынь Узбекистана. — Д р о б о в В. П. (1953). *Calligonum* L. В кн.: Флора Узбекистана, 2. — Л а в р е н к о Е. М. (1962). Основные черты ботанической географии пустынь Евразии и Северной Африки. Комаровские чтения, 15. — М у с а е в И. Ф. (1966). Географическое распространение характерных компонентов туранской пустынной флоры. Вестн. ЛГУ, 3, сер. биол., 1. — Н а б и е в М. М. (1971). *Calligonum* L. — Кандым. В кн.: Определитель растений Средней Азии, 2. — П а в л о в Н. В. (1936). Жүзгүн — *Calligonum* L. В кн.: Флора СССР, V. — П а л е ц к и й В. А. (1901). Укрепление песков Среднеазиатской железной дороги. Лесн. ж., 1 : 2—62. — П а л е ц к и й В. А. (1908). Укрепление песков Среднеазиатской железной дороги. Лесопромышл. вестн., 31 : 285—287. — П а р п и е в Ю. П. (1964). Пути улучшения полинно-эфемеровых пастбищ Узбекистана посевами кандыма. Тр. Инст. каракулев., 14 : 257—271. — П а р п и е в Ю. П. (1974). Биолого-экологические особенности представителей *Calligonum* L. и их филогенетические аспекты. Автореф. докт. дисс., Ташкент. — П о п о в М. Г. (1940). Растительный покров Казахстана. Тр. Казахск. фил. АН СССР, 18. — Р о д и н Л. Е. (1948). Материалы по изучению растительности Северных и Заунгузских Каракумов. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. III, 5. — С о с к о в Ю. Д. (1968). Использование закона гомологических рядов Н. И. Вавилова в систематике на примере изучения рода *Calligonum* L. Бот. ж., 53, 4. — С о с к о в Ю. Д. (1974). О секции *Medusa* Sosk. et L. Alexandr. рода *Calligonum* L. Нов. сист. высш. раст., XI. — С о с к о в Ю. Д. (1975а). Секция *Calligonum* рода *Calligonum* L. Нов. сист. высш. раст., XII : 147—159. — С о с к о в Ю. Д. (1975б). Новые серии, подвиды и гибриды в роде *Calligonum* L. Бот. ж., 60, 8 : 1162—1163. — Т о л м а ч е в А. И. (1974). Введение в географию растений. Изд. ЛГУ. — Х о д ж а е в А. (1913). Развитие кандыма — *Calligonum caput-medusae* на песках Астраханской линии Рязанско-Уральской железной дороги. Ж. «Сад, огород и бахча», 6 : 389—394.

Ленинградский государственный университет

Получено 6 II 1976.

и

Всесоюзный научно-исследовательский
институт растениеводства им. Н. И. Вавилова,
Ленинград.

S U M M A R Y

As areagrophy shows, 27 species of the genus *Calligonum* inhabit the Mediterranean-Sea, the Central-Asiatic and the Sahara-Sindic floristic regions (from 1° w. l. to 110° e. l.). The occurrence of this genus is especially typical for sandy habitats of plains of the Turan, where 17 of 27 species are found and where there is the centre of specific satiation with 9—12 species bound to the area Karakum—Northern Kyzylkum—Western Mujunkum. This is a secondary centre. The primary centre was probably in pre-mountains bordering the Turan from the South, on in the Northern Iran and Afghanistan.

The initial sections of the genus — *Calliphysa* and *Pterococcus* — have probably arisen in eocene. The section *Medusa* isolated from the section *Calliphysa* in neogen. After that (probably in pleystocene) the representatives of the sections *Medusa* and *Pterococcus* formed through hybridization the initial species of the section *Calligonum*. The new species of the section *Calligonum* are actively participating in formation of inter-sectional hybridic forms.

УДК 581.3 : 582.757.2

Н. А. Торопова

РАЗВИТИЕ ЗАРОСЛИ ПРОЛЕСНИКА — *MERCURIALIS PERENNIS* L. (*EUPHORBIACEAE*)N. A. TOROPOVA. DEVELOPMENT OF OVERGROWTH
OF *MERCURIALIS PERENNIS* L. (*EUPHORBIACEAE*)

Описаны первые этапы формирования заросли длиннокорневищного растения — пролесника *Mercurialis perennis* L. — начиная с момента вегетативного разрастания отдельной особи семенного происхождения. При анализе крупной сформированной заросли в качестве счетной единицы принят парциальный куст. Выделены четыре основных этапа освоения видом свободной территории, циклическим повторением которых объясняется длительное существование зарослей и доминирование пролесника в синузии дубравного широколиственного леса.

Одним из важнейших признаков, который «имеет значение для характеристики стратегии жизни видов растений» (Работнов, 1975 : 6), является пространственное размещение особей в ценопопуляции.

Характер размещения особей в ценопопуляции, а еще в большей степени в пределах каждого ценопопуляционного локуса (Уранов, 1975) связан с особенностями большого жизненного цикла и характером размножения растений (Грейг-Смит, 1967; Заугольнова, 1974).

Анализ пространственного размещения особей в ценопопуляциях вегетативно-подвижных растений (длиннокорневищных в частности) — один из возможных путей исследования мозаичности фитоценозов. Морфоструктурные особенности этих растений способствуют образованию скоплений — пятен, латок, куртин, крупных зарослей,¹ определяющих мозаичность травяного покрова. Эти особенности: структура особей и способ их разрастания — у таких растений существенно затрудняют исследование пространственного размещения вида. Дело в том, что взрослые особи длиннокорневищных растений представляют собой системы парциальных образований, т. е. являются полицентрическими (Уранов, 1965; Смирнова и др., 1976). Число парциальных образований, составляющих особь, постоянно меняется, так как появление новых сопровождается отмиранием старых. Сложная и постоянно меняющаяся конфигурация особи не позволяет условно изобразить проекцию ее на площадь фитоценоза в виде точки или какой-либо простой геометрической фигуры, как это принято в подобных исследованиях (Грейг-Смит, 1967). Более того, корневища разных особей создают сложную густую сеть, их корневые системы соприкасаются и часто даже пронизывают друг друга, вследствие чего горизонтальные проекции особей могут многократно перекрываться.

Одним из таких растений является объект нашего исследования — пролесник многолетний *Mercurialis perennis* L. — вид, широко распространенный и часто доминирующий в травяном покрове широколиственных

¹ Пятно, латка, куртина, заросль — описательные термины, часто употребляющиеся как синонимы в геоботанических работах. В тексте чаще употребляется слово «заросль», которым обозначается совокупность пространственно сближенных особей одного вида на определенной более или менее значительной площади.

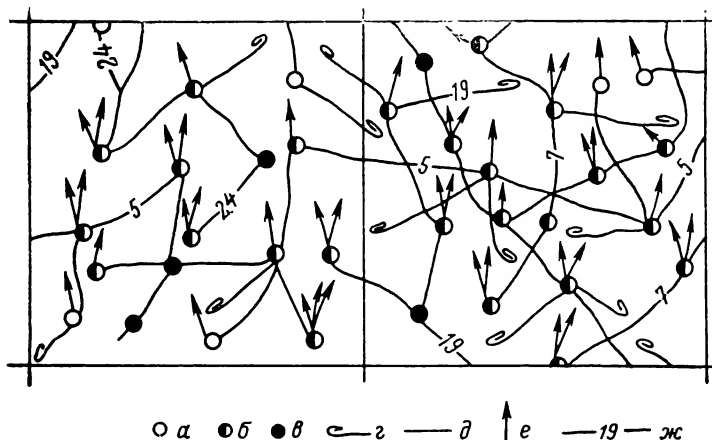


Рис. 1. Фрагмент рабочей карто-схемы заросли *Mercurialis perennis* L.

Показано размещение особей на двух квадратных учетных площадках со стороной в 0.5 м; а — однолетний куст, б — зрелый куст, в — старый куст, z — растущее корневище, d — коммуникационное корневище, e — ортотропный побег, ж — порядковый номер особи.

лесов. В этой статье рассматриваются особенности формирования заросли и пространственного размещения пролесника.

Исследование большого жизненного цикла, особенностей размножения и возрастного состава популяций пролесника многолетнего показало, что скопления этого вида в замкнутом фитоценозе существуют неопределенно долгое время исключительно вследствие вегетативного разрастания² и размножения этого вида (Смирнова, Торопова, 1974, 1975; Торопова, 1975).

Образование заросли — внедрение вида на новую для него площадь — следует связать с онтогенезом особи семенного происхождения. Начальные этапы формирования заросли пролесника прослежены в 1969 г. в Серебряно-прудском лесничестве Московской области (ее юго-восточная часть) в незамкнутом фитоценозе, представляющем собой 80-летнее насаждение сосны на выщелоченном черноземе (квартал 104). Сосна была посажена на месте распаханной остепненной поляны. Окружение составляют снытевые дубо-липняки. В подлеске соснового насаждения обычны *Sambucus racemosa* и *Corylus avellana*. Общее проективное покрытие травяного покрова 30—40%, он несомнен и представлен отдельными пятнами основных дубравных (*Aegopodium podagraria*, *Asarum europaeum*, *Galeobdolon luteum*, *Mercurialis perennis* и др.) и некоторых видов сорных растений (*Chelidonium majus*, *Urtica dioica*).

Группы надземных побегов пролесника образуют скопления, занимающие площадь от нескольких квадратных дециметров до нескольких метров. Эти сравнительно небольшие изолированные скопления аккуратно раскапывались так, чтобы не нарушать целостность особи и не изменять взаимное расположение парциальных кустов и корневищ. Подробное картирование проводилось на миллиметровой бумаге М. 1 : 5. На карто-схеме (рис. 1) обозначены парциальные кусты разных возрастных категорий, надземные побеги, коммуникационные и растущие корневища. Особи, образующие скопление, были пронумерованы и загербаризованы для дальнейшей лабораторной обработки.

При картировании и анализе скоплений, занимающих более одного квадратного метра, вся территория делилась на учетные площадки размером в 0.25 м². Для этого на участке с помощью колышков закреплялась

² Вегетативным разрастанием обозначена своеобразная форма роста, когда вследствие образования корневищ и парциальных кустов происходит «растекание» особи по площади ценоза. В этом смысле термин употреблялся и ранее (Сенянинова-Корчагина, 1967).

постоянная веревочная сеть с квадратными ячейками размером $0.5 \text{ м} \times 0.5 \text{ м}$,³ которая снималась лишь после полного окончания работы.

Без подробного анализа, без раскопок невозможно определить, на каком этапе развития находится заросль. Внешне сходные, занимающие равные площади и состоящие из примерно одинакового числа ассимилирующих побегов, они могут быть образованы разным числом особей. Такое пятно может быть новым поселением вида на данной территории или, наоборот, остатком когда-то существовавшей здесь более крупной заросли.

Несколько закартированных в Серебряных Прудах скоплений образуют онтогенетический ряд, отражающий последовательные этапы формирования больших устойчивых зарослей.

Начальным этапом образования заросли пролесника можно считать переход особи семенного происхождения к вегетативному разрастанию, т. е. появление растущих корневищ и первых парциальных кустов. В условиях среднерусских дубрав это происходит на 5—6-й год жизни особи, когда семенной материнский куст полностью сформирован.

В надземной части такой куст имеет два-четыре ортотропных ассимилирующих побега, в почве расположены укороченное симподиальное корневище с почками возобновления и корневая система смешанного типа. Обычно в середине лета трогаются в рост одна или одновременно несколько почек возобновления, из которых развиваются плагиотропные гипогенные корневища длиной от 10 до 20 см (в среднем около 15 см). Осенью из верхушечных почек корневищ развиваются зимующие ортотропные побеги высотой 3—4 см, полностью разворачивающиеся весной следующего года. Такие побеги, находящиеся на значительном расстоянии от материнского куста, являются основой парциальных кустов (Серебряков, Чернышева, 1955). Совокупность семенного куста и парциальных образований (побегов и кустов) — это особая фаза морфогенеза особи — куртина. Таким образом, куртина — качественно новый этап в становлении габитуса: особь из моноцентрической становится полицентрической. Фаза куртины длится у пролесника 5—7 лет, в это время происходит ее усиленное разрастание. В состав куртины может входить до 50 парциальных образований, среднее число их 10—15 (Торопова, 1975), а занимаемая площадь — иногда более 10 м². Внешне (без раскопок) куртина имеет вид небольшой заросли, так как связи между отдельными парциальными кустами не прослеживаются, а побеги их сближены.

Первые растущие корневища — отбеги — имеют центробежное направление. Длина корневищ обычно больше радиуса корневой системы, поэтому кусты располагаются свободно, не соприкасаясь. Последующие поколения кустов (т. е. уже на второй год жизни куртины) образуют побеги во всех направлениях, в том числе и по направлению к семенному кусту — первичному центру разрастания. Эта особенность отличает длиннокорневищные растения типа пролесника от тех вегетативно-подвижных видов типа черники (Злобин, 1961), у которых особь, разрастаясь преимущественно в центробежном направлении, приобретает более или менее правильные округлые очертания. Вследствие указанной особенности роста пролесника увеличение числа кустов в куртине сопровождается увеличением ее плотности (см. таблицу).

Абсолютный возраст особи определяется возрастом самого старого куста и поэтому обычно не превышает 10 лет. Из таблицы видно, что с возрастом увеличивается число кустов за счет появления однолетних, существенно возрастает общая протяженность особи, т. е. суммарная длина корневищ. Но площадь, занятая особью, увеличивается незначительно. Происходит это потому, что на каждый парциальный куст приходится все меньшая площадь. Разрастаясь на новой территории, особь наступает

³ В применении к объекту исследования — эта та минимальная площадь, на которой может располагаться несколько парциальных кустов, что дает возможность определить, в частности, возрастной спектр населения учетной площадки.

Некоторые количественные характеристики куртины
Mercurialis perennis L.

Номер [куртины	Возраст, годы	Показатель возрастности δ_1 *	Общее число кустов	Число однолет- них кустов	Суммарная длина корне- вищ, см	Площадь	
						куртины, м ²	куста, см ²
1	5	—1.00	11	6	251	0.25	230
2	10	—1.00	16	11	271	0.27	170
3	10	—0.64	28	15	517	0.30	100

* Показатель возрастности δ_1 определяется по формуле, предложенной А. А. Урановым (1973), и отражает соотношение числа молодых и старых парциальных кустов в составе полицентрической особи (подробнее см.: Торопова, 1975)

на нее очень плотным сомкнутым «строем». Растение при этом не только захватывает новую территорию, но и укрепляется на ней, оставляет ее за собой. Пространство осваивается в соответствии с принципом наименее плотнейших упаковок. В применении к другому длиннокорневищному растению это явление было названо «максимизацией биомассы» (Любарский, 1968).

Через 5—7 лет одно из самых старых корневищ куртины разрушается, единая полицентрическая особь распадается на две части, происходит вегетативное размножение. Этот важный момент большого жизненного цикла является в то же время качественно новым этапом в процессе формирования заросли. Дочерние особи разрастаются и так же, как и материнская, делятся вегетативным путем вследствие разрушения корневищ. Образуется клон — совокупность вегетативных потомков семенной особи. Клон, т. е. множество особей, уже с полным правом можно назвать зарослью. Особи вегетативного происхождения обычно полицентричны, так как при размножении сразу отделяются системы парциальных кустов, связанных корневищами. Одиночные парциальные кусты встречаются редко, изоляция их является следствием нарушения корневищ почвенными животными, причем выживают только кусты с хорошо развитой корневой системой.

Молодой, только что образовавшийся клон, состоит из немногих особей и обычно занимает небольшую площадь. В качестве примера можно привести клон, состоящий из двух особей; общее число парциальных кустов равно 29, они занимают площадь, равную 0.30 м². Площадь, приходящаяся на каждый куст, равна 100 см², т. е. та же, что и в многокустовой куртине (см. таблицу). Значит, плотность — одна из характеристик пространственного размещения вида — в процессе формирования заросли очень скоро достигает определенной величины.

Дальнейшее разрастание отдельных особей и вегетативное размножение приводят к увеличению числа особей, общего числа парциальных кустов и площади, занимаемой всем клоном. Контур заросли чаще всего неправильный, определить геометрический центр трудно, а первичный центр разрастания практически невозможно.

Примером может служить заросль площадью 10 м² (2.5×4.0) неправильной, но близкой к овалу формы, почти без примеси других видов высших растений. Заросль состоит из большого числа особей: 75 полицентрических — многокустовых — и 30 моноцентрических — одиночных парциальных кустов. Общее число кустов 616. В пределах заросли все особи вегетативного происхождения, причем большинство их находится в генеративном периоде, лишь небольшая часть семянные. Число кустов, входящих в состав особей, различно; поэтому площади, занимаемые особями, и их контуры существенно различаются. А так как соотношение групп кустов разного возраста неодинаково, то особи отличаются друг от друга еще и показателями возрастности (Торопова, 1975). Поэтому при анализе развития заросли и пространственного размещения вида в ценозе

0	2	10	5	0	0	0	1
1	2	3	4	5	6	7	8
6	13	20	24	21	26	16	9
9	10	11	12	13	14	15	16
3	28	35	23	24	24	29	2
17	18	19	20	21	22	23	24
0	28	46	50	38	22	30	10
25	26	27	28	29	30	31	32
2	11	12	4	30	8	12	2
33	34	35	36	37	38	39	40

Рис. 2. План заросли *Mercurialis perennis* L. и распределение общей численности парциальных кустов по учетным площадкам размером 0.25 м².

В правом нижнем углу квадрата указан номер учетной площадки, в центре — число кустов.

за счетную единицу был принят парциальный куст, а не особь. Парциальный куст — эпиморфологическая структурная единица особи — является скоплением биомассы, местом сосредоточения в пространстве ассимилирующего аппарата (ортотропные побеги), почек возобновления, корневой системы. Это компактное образование, постоянно занимающее определенную территорию, воздействует на среду как единое целое, как элементарный источник фитогенного поля. Парциальные кусты, составляя в совокупности единство более высокого ранга — особь, обладают все же некоторой самостоятельностью, автономностью. Это свойство позволило Г. Г. Левину (1961) назвать подобные особи «множественными индивидами». Подтверждением автономности парциальных кустов у пролесника служит факт, что биометрические показатели одиночных и входящих в систему кустов одного возрастного уровня одинаковы.

В онтогенезе парциального куста пролесника выделено три основных этапа: 1) однолетние молодые кусты; 2) многолетние зрелые кусты, способные образовать корневища-отбег (возраст от 2 до 7—8 лет); 3) старые отмирающие кусты (от 7—8 до 10 лет).

Разновозрастные парциальные кусты пролесника распределены по площади неравномерно; численность их на единицу площади различна в разных частях заросли. Меньше всего их на периферических площадках, абсолютное большинство площадок занято одно-двухлетними кустами. Значит, площадки эти только заселяются пролесником. Ближе к центру заросли плотность кустов постепенно возрастает; среди кустов, населяющих внутренние площадки, есть и молодые, и зрелые, и старые. Определить абсолютно точно первичный центр разрастания, конечно, невозможно. При скорости разрастания пролесника 17 см в год (это средняя длина корневищ в описываемой заросли) возраст заросли должен быть не менее 12—17 лет. Если принять, что разрастание происходило по радиусу от центра к периферии, то размеры заросли увеличивались на 34 см ежегодно. Это должно было произойти за 7—12 лет, кроме того, 5 лет формировался материнский куст. Средняя продолжительность жизни особи около 10 лет, поэтому к моменту исследования могли сохраниться особи по крайней мере второго-третьего вегетативных поколений. Естественно предположить, что центр разрастания располагался где-то вблизи геометрического центра заросли. На рис. 2 показано распределение численности кустов по учетным площадкам. Наиболее заселенными являются площадки №№ 19, 27, 28, 29, удаленные от края заросли на 0.5—1.5 м. Площадки, примыкающие к перечисленным, в большинстве своем тоже населены довольно плотно. Общая тенденция ясна: плотность понижается от центра к периферии. Более подробно характер размещения кустов по площади можно проследить, исследуя серию графиков (рис. 3). Совокупность пло-

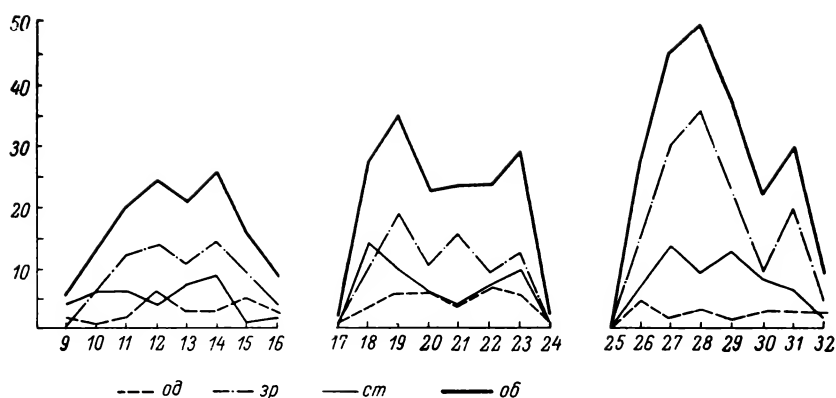


Рис. 3. Изменение численности парциальных кустов *Mercurialis perennis* L. по трем внутренним трансектам заросли (рис. 2).

По оси абсцисс — номера учетных площадок вдоль трансекты, по оси ординат — число кустов на площадке; об — общее число кустов, од — однолетние кусты, зр — зрелые кусты, ст — старые кусты.

щадок, расположенных в ряды по длине заросли, образуют три параллельные, примыкающие друг к другу трансекты шириной 0.5 и длиной 4.0 м.

Три серии графиков отражают изменение численности кустов по длине трансект. Показано распределение общей численности парциальных кустов и численности групп кустов трех возрастных категорий: молодых (однолетних), зрелых и старых (рис. 3). Видно, что на большинстве площадок наиболее многочисленной является группа зрелых кустов. Это можно объяснить, в частности, большей продолжительностью данного возрастного состояния (Смирнова, Торопова, 1974). Следствием количественного преобладания группы зрелых кустов является почти полный параллелизм изменения численности этой группы и общей численности. В некоторых случаях изменение численности старых кустов имеет тот же характер, что и у взрослых (площадки №№ 13—15, 22—24). Группа однолетних кустов в подавляющем большинстве случаев малочисленна. Однолетние кусты являются производными (дочерними) взрослых кустов, и большинство их образуется в пределах той же площадки, так как расстояние между ними в среднем меньше половины длины стороны учетной площадки. Поэтому чем больше взрослых кустов на учетной площадке, тем больше отбегов они образуют. Старые кусты никогда не дают отбегов, и, занимая определенное пространство, препятствуют поселению на этой площади новых кустов. Следовательно, численность однолетних кустов определяется численностью двух других возрастных групп. Именно поэтому кривая изменения численности однолетних кустов повторяет лишь в самых общих чертах ход кривой численности взрослых кустов. Пики кривой численности однолетних кустов совпадают с пиками численности зрелых и одновременно со спадами (понижениями) численности старых кустов (площадки №№ 12, 15, 28). И, наоборот, снижение численности молодых кустов соответствует пикам численности старых (площадки №№ 14, 27, 29).

Проследим за изменением численности кустов по всем трем параллельным трансектам от периферии к центру заросли. Группа старых кустов занимает промежуточное положение по численности между молодыми и зрелыми. Скорее всего это можно объяснить различной длительностью возрастных состояний куста пролесника: молодость и старость кратковременны, зрелость — самый длительный период. Общей особенностью трех серий графиков является повышение численности зрелых кустов от периферии в глубь заросли, а затем более или менее значительное понижение ее на центральных площадках (№№ 13, 20—22, 30). Отсутствие или незначительное число зрелых кустов на периферии свидетельствует, что

в предыдущие годы здесь не было пролесника. Наоборот, снижение численности на центральных площадках — явление вторичное — следствие старения и отмирания кустов, ранее населявших площадку. Одна волна — одно поколение кустов уходит, освобождая занятую территорию. Тогда начинается наступление новой волны — нового поколения кустов.

Весь процесс зарастания учетной площадки можно представить себе следующим образом. Вначале происходит освоение новой территории: появление обычно небольшого числа однолетних кустов. Этот этап можно назвать этапом первичной инвазии. В последующие несколько лет число кустов, населяющих площадку, увеличивается. Во-первых, продолжается внедрение однолетних кустов извне; во-вторых, кусты, поселившиеся первыми, созревают и в свою очередь образуют дочерние кусты. Этот период, когда на площадке есть взрослые и однолетние кусты, можно назвать этапом зрелости. Постепенно самые первые поселенцы стареют и теряют способность образовывать корневища: площадку заселяют кусты всех трех возрастных категорий — число однолетних кустов в это время сводится к минимуму — это этап старения. Наконец, старые кусты отмирают, освобождая территорию. Становится возможным увеличение числа молодых кустов за счет внедрения новых, главным образом с соседних территорий. Этот этап можно назвать вторичной инвазией. Плотность кустов, т. е. число их на единицу площади, изменяется, достигая максимума в период зрелости и старения.

Более детально анализ размещения кустов можно вести, зная размеры фитогенных полей. Размер фитогенного поля парциального куста пролесника в первом приближении ограничен проекцией корневой системы, радиус которой равен в среднем 7 см. Длина корневища, т. е. расстояние между двумя родственными кустами, в среднем 17 см. Это значит, что фитогенные поля их удалены друг от друга. Однако характер разрастания пролесника приводит к тому, что ближайшие расстояния между двумя кустами, не имеющими непосредственной связи, обычно меньше. На каждый куст приходится ограниченная площадь, даже если речь идет об отдельной особи (см. описание куртины и таблицу). Напряженность фитогенного поля, в данном случае измеряемая числом парциальных кустов на единицу площади, различна в разных частях уже сформированной заросли. Число кустов изменяется от 1 до 50. Значит, в пределах заросли есть площадки, где кусты изолированы, и площадки, на которых кусты располагаются свободно, но так, что границы их фитогенных полей соприкасаются. Последнее возможно при плотности 16 кустов на учетную площадку (так как на площади 0.25 м^2 могут свободно расположиться 16 окружностей радиусом 7 см). Численность 16 парциальных кустов на 0.25 м^2 является для пролесника своеобразным пределом насыщенности. Эту численность можно назвать фоновой, так как, начиная именно с этой величины, фитогенное поле популяции (и субпопуляции) становится сплошным: фитогенные поля элементарных источников располагаются равномерно и перетекают одно в другое. На большинстве учетных площадок численность кустов достигает величины, больше фоновой.

Исследование устойчивых зарослей в закрытых фитоценозах (в Теллермановском опытном лесничестве и в Воронежском государственном заповеднике) показало, что у пролесника выделяются скопления трех уровней агрегированности, причем плотность кустов на всех уровнях выше фоновой (Уранов и др., 1974).

В зарослях пролесника, существующих многие десятилетия, а возможно, и сотни лет, вследствие омоложения вегетативного потомства практически не происходит изменений ни в возрастном составе, ни в пространственном размещении особей. Развитие заросли, ее жизнь в эти огромные временные промежутки сводятся в сущности к бесконечному повторению цикла основных этапов заселения отдельных площадок. Длительно существующие заросли пролесника создают единое сплошное фитогенное поле, в котором постоянно и закономерно происходит перераспределение напряжений.

В устойчивых ценозах скопления разных видов не изолированы: они существуют рядом, смыкаясь и перекрываясь. Так, летний травяной покров дубрав часто представляет собой сплошной ковер, узор которого образуют перетекающие друг в друга пятна пролесника и сныти. Изреживание зарослей и постепенное освобождение территории от вида (т. е. по существу старение и исчезновение заросли как таковой) определяются, по всей видимости, не столько эндогенными причинами, сколько конкретными отношениями с другими видами или изменениями в экотопе.

ЛИТЕРАТУРА

Грейг-Смит П. (1967). Количественная экология растений. — Заугольнова Л. Б. (1974). Развитие клонов и некоторые черты пространственной структуры ценопопуляций *Potentilla glaucescens* Willd. Бот. ж., 59, 9. — Злобин Ю. А. (1961). К познанию строения клонов *Vaccinium myrtillus*. Бот. ж., 46, 3. — Левин Г. Г. (1961). Проблема индивидуальности у растений. Бот. ж., 46, 3. — Любарский Е. Л. (1968). О саморегулировании популяции костра безостого в переменных экологических условиях. В кн.: Вопросы биологии и экологии доминантов и эдификторов растительных сообществ. Уч. зап. Пермского гос. пед. инст., 64. — Работнов Т. А. (1975). Изучение ценоотических популяций в целях выяснения стратегии жизни видов растений. Бюлл. МОИП, отд. биол., 80, 2. — Сенининов-Корчагина М. В. (1967). Геофилия и ее значение в сложении структуры растительного сообщества (о целостности организма высшего растения). Уч. зап. ЛГУ, 327, Сер. геогр. наук. 19. — Серебряков И. Г., М. Б. Чернышева. (1955). О морфогенезе жизненной формы кустарничка у черники, брусники и некоторых болотных *Ericaceae*. Бюлл. МОИП, отд. биол., 60, 2. — Смирнова О. В., Л. Б. Заугольнова, Н. А. Торопова, Л. Д. Фаликов. (1976). Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф. В кн.: Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М. — Смирнова О. В., Н. А. Торопова. (1974). О сходстве жизненных циклов и возрастного состава популяций некоторых длиннокорневищных растений дубрав. В кн.: Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом. М. — Смирнова О. В., Н. А. Торопова. (1975). Пролесник многолетний. В кн.: Биологическая флора Московской области, 2. — Торопова Н. А. (1975). Применение количественных показателей при выделении возрастных состояний у длиннокорневищных растений. Бот. ж., 60, 9. — Уранов А. А. (1965). Фитогенное поле. В кн.: Проблемы совр. бот., 1. — Уранов А. А. (1973). Большой жизненный цикл и возрастной спектр ценопопуляций цветковых растений. Тез. докл. V делег. съезда Всес. бот. общ. Киев. — Уранов А. А. (1975). Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов. Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 2. — Уранов А. А., Н. М. Григорьева, Л. Б. Заугольнова, Н. Ф. Михайлова, О. В. Смирнова, Н. А. Торопова (1974). Неравномерность размещения особей как источник познания истории и динамики ценопопуляций. В кн.: Количественные методы анализа растительности. Уфа.

Московский государственный
педагогический институт
им. В. И. Ленина.

Получено 22 X 1976.

S U M M A R Y

Mercurialis perennis forms continuous overgrowths and dominates in nemoral grass cover. The formation of accumulations ab ovo begins with vegetative growth of an individual of seed origin and vegetative propagation, accompanied by rejuvenation of filial individuals. The protracted existence of stable brakes consisting of a multitude of individuals is connected with multiple repetition of the four-staged cycle of covering the territory with partial bushes — special structural elements of an adult individual of *Mercurialis perennis*.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 581.5 (018)

В. С. Ипатов, Л. А. Кирикова

ПРИМЕНЕНИЕ ДИСПЕРСИОННОГО АНАЛИЗА ПРИ ИССЛЕДОВАНИИ СВЯЗИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ СО СРЕДОЙ

V. S. IPATOV, L. A. KIRIKOVA. APPLICATION OF DISPERSION
ANALYSIS IN STUDIES OF CONNECTIONS BETWEEN VEGETATION
AND ENVIRONMENT

Предлагаемая техника расчета при дисперсионном анализе с целью изучения связи растительности со средой позволяет осуществить переход от анализа связи отдельных компонентов растительного покрова к связи растительных группировок в целом. Этот способ дает дополнительную информацию о поведении видов, слагающих растительный покров, позволяет оценить вклад каждого из них в общую связь.

В современной геоботанике исследование связей растительности со средой идет по двум направлениям. Прежде всего изучается поведение отдельных, чаще доминантных видов, слагающих растительный покров при изменении условий среды; вместе с тем исследуется связь растительных сообществ в целом или их структурных элементов с отдельными факторами местообитания или их комплексами. Оба направления следует признать необходимыми, поскольку они дают разную информацию, однако для фитоценолога больший интерес, естественно, представляет второе.

Основным методом выявления связей при криволинейной зависимости служит дисперсионный анализ. Как известно, он позволяет разложить общее варьирование, свойственное изучаемому объекту, на составляющие и, вычленив долю, приходящуюся на действующий фактор, оценить силу его влияния. Алгоритмы для расчета приводятся в руководствах по биометрии (Плохинский, 1970). Для количественной оценки связи растительности с почвами дисперсионный анализ был применен В. И. Василевичем (Боч и др., 1970).

В настоящем сообщении авторы предлагают новую технику расчета. Напомним схему дисперсионного анализа. Вычисляются три дисперсии

$$S_y = \Sigma (a_i - \bar{a})^2$$

— общее варьирование — сумма квадратов отклонений вариант или значений признака a_i от общей средней всей выборки $\bar{a}$;

$$S_x = \Sigma (\bar{a}_j - \bar{a})^2 n_j$$

— варьирование, вызванное влиянием фактора — сумма квадратов отклонений средних значений по отдельным градациям фактора $\bar{a}_j$ от общей средней, умноженная на численность вариант в градации n_j ;

$$S_e = \Sigma (a_i - \bar{a}_j)^2$$

— варьирование, вызванное неорганизованными (случайными) факторами — сумма квадратов отклонений вариант от средних по градациям.

Теснота связи характеризуется квадратом корреляционного отношения η^2 — отношением факториального варьирования к общему; достоверность его определяется критерием Фишера.

Объектами, связь которых с каким-либо фактором среды исследуется, будем считать участки растительного покрова; описания их мы имеем. Отдельными признаками объекта служат виды, точнее значения их проективного покрытия. Каждый объект характеризуется, таким образом, рядом признаков, число их равно числу видов исследуемого участка. Если мы обозначим отдельные виды как А, В, С . . . К, то каждый i -й объект будет иметь координаты: $a_i, b_i, c_i \dots k_i$; средний объект выборки — $\bar{a}, \bar{b}, \bar{c}, \dots \bar{k}$; средний объект градации фактора — $\bar{a}_j, \bar{b}_j, \bar{c}_j \dots \bar{k}_j$.

При сравнении объектов, обладающих рядом признаков, необходимо определить расстояние R между ними в многомерном, точнее в n -мерном пространстве. В данном случае осями пространства служат отдельные виды. Здесь следует принять во внимание следующее обстоятельство. Сравнение объектов необходимо проводить в одном и том же пространстве; иными словами, число осей должно соответствовать общему числу видов во всей совокупности описаний, т. е. в случае отсутствия вида в описании его проективное покрытие принимается равным нулю.

Если при сравнении объектов брать не расстояние между ними, а квадрат расстояния R^2 , его можно легко интерпретировать как квадрат отклонения, используемый в дисперсионном анализе. Следовательно, суммы квадратов расстояний, вычисленные по схеме дисперсионного анализа, будут не что иное, как соответствующие суммы квадратов отклонений.

Пользуясь введенными обозначениями, найдем вначале значение общего варьирования исследуемых объектов; для этого определим квадраты расстояний всех объектов от среднего объекта выборки R_y^2 . Квадраты расстояний первого, второго и последующих объектов от среднего равны

$$\begin{aligned} R_{y_1}^2 &= (a_1 - \bar{a})^2 + (b_1 - \bar{b})^2 + (c_1 - \bar{c})^2 + \dots (k_1 - \bar{k})^2, \\ R_{y_2}^2 &= (a_2 - \bar{a})^2 + (b_2 - \bar{b})^2 + (c_2 - \bar{c})^2 + \dots (k_2 - \bar{k})^2, \\ &\dots \dots \dots \\ R_{y_i}^2 &= (a_i - \bar{a})^2 + (b_i - \bar{b})^2 + (c_i - \bar{c})^2 + \dots (k_i - \bar{k})^2 \\ \hline S_y &= \Sigma R_y^2 = S_{y_a} + S_{y_b} + S_{y_c} + \dots S_{y_k} \end{aligned}$$

При суммировании квадратов расстояний (или квадратов отклонений) отчетливо видно, что общее варьирование, характерное для совокупности объектов, является суммой общего варьирования отдельных видов.

Аналогично этому получаем

$$\begin{aligned} S_x &= \Sigma R_x^2 = S_{x_a} + S_{x_b} + S_{x_c} + \dots S_{x_k}, \\ S_z &= \Sigma R_z^2 = S_{z_a} + S_{z_b} + S_{z_c} + \dots S_{z_k}. \end{aligned}$$

Квадрат корреляционного отношения в этом случае можно представить

$$\eta^2 = \frac{S_{x_a} + S_{x_b} + S_{x_c} + \dots S_{x_k}}{S_{y_a} + S_{y_b} + S_{y_c} + \dots S_{y_k}}.$$

Число степеней свободы определяется как сумма

$$\begin{aligned} v_y &= v_{y_a} + v_{y_b} + v_{y_c} + \dots v_{y_k} = (n - 1) m, \\ v_x &= v_{x_a} + v_{x_b} + v_{x_c} + \dots v_{x_k} = (r - 1) m, \\ v_z &= (n - r) m, \end{aligned}$$

где m — число видов, n — число объектов и r — число градаций фактора.

Таким образом, исследовать связи каких-либо растительных группировок — пятен, синузий или сообществ с факторами внешней среды — можно на основе дисперсионного анализа, проведенного предварительно для всех видов, слагающих эти группировки. Этот способ расчета дает

возможность перейти от анализа связи отдельных видов к связи их сочетаний; при этом мы получаем дополнительно обширную информацию о поведении отдельных компонентов растительного покрова.

Кроме того, рекомендуемый метод позволяет выявить вклад каждого вида в общую связь исследуемого растительного покрова с факторами среды. Представим формулу для расчета η^2

$$\eta^2 = \frac{S_{x_a}}{\sum S_y} + \frac{S_{x_b}}{\sum S_y} + \dots \frac{S_{x_k}}{\sum S_y},$$

отсюда следует, что вклад вида тем больше, чем больше его факториальное варьирование. Его удобнее выразить в долях от единицы (в качестве единицы принимается значение η^2), в этом случае следует брать отношение

$$\frac{S_{x_i}}{\sum S_x}.$$

При сравнении наших результатов с цифрами, получаемыми при использовании методики, рекомендованной Василевичем (Боч и др., 1970), наблюдаются некоторые расхождения. Причиной этого является вводимая поправка Снедекора на численность групп, которая приводит к сильной усредненности, а при определенном соотношении численности групп и уровня средних и к завышению факториального варьирования.

Изложенная методика была разработана и использована при изучении связи элементов мозаики в напочвенном покрове елового леса с факторами почвенного питания. Исследования проводились на участке чистого елового леса 100-летнего возраста, расположенного на ровном коренном берегу р. Луги в Ленинградской области. По характеру напочвенного покрова это ельник кислично-зеленомошный с хорошо выраженной пятнистостью. Разнообразие пятен можно свести к пяти основным типам: бедноразнотравные с небольшим количеством обычных видов еловых лесов и низким проективным покрытием (не более 10%); пятна с преобладанием черники; серия ельников кисличных — кисличник чистый, кисличник костяничный и кисличник, обогащенный группой разнотравья, имеющего репутацию растений богатых местообитаний — медуница *Pulmonaria obscura* Dumort., зеленчук *Galeobdolon luteum* Huds., фиалка *Viola mirabilis* L. и др. Использованы описания 100 пятен, каждое охарактеризовано серией мелких площадок (0.1 м²). Геоботанические описания включали схемы почвенных разрезов, на которых проведено описание морфологических особенностей почвенного профиля и взяты образцы для анализа. Из почвенных факторов учету подлежали содержание основных элементов питания (подвижные формы азота, фосфора, калия), кислотность почвы, тип почвенной разности и почвенное плодородие. Последнее характеризовало химизм почвы в целом и определялось как интегральный фактор; в расчет принимались и содержание элементов питания, и реакция почвенного раствора.

В табл. 1 в развернутом виде приведены результаты дисперсионного анализа, показывающего зависимость варьирования растительности на исследованном участке от кислотности почвы. Здесь представлены все виды, встреченные на участке; приведены цифры, характеризующие их постоянство и проективное покрытие, а также данные дисперсионного анализа. Последняя графа таблицы показывает вклад каждого вида в образование общей связи. Обращает на себя внимание, что он не соответствует тесноте связи вида с фактором. Виды, имеющие примерно одинаковые по значению η^2 , сильно различаются своим вкладом. Как уже говорилось, наибольший вклад принадлежит видам с высоким факториальным варьированием. Такими видами в данном случае оказались кислица, костяника и черника, их характеризуют достаточно высокое постоянство и обилие, а также наличие связи с исследуемым фактором. Совокупность этих черт и обеспечила их большой вклад; иными словами, эти виды определяют связь растительного покрова участка в данном случае с кислотностью. Роль редких и малообильных видов ничтожна.

ТАБЛИЦА 1

Дисперсионный анализ связи травяно-кустарничкового покрова участка елового леса с кислотностью почвы рН

Вид	Постоянство, %	Проективное покрытие, %		Факториальное варьирование S_x	Общее варьирование S_y	η^2	$S_x/\Sigma S_x$
		среднее	максимальное				
<i>Oxalis acetosella</i>	98	29	89	6592	33611	0.19	0.43
<i>Majanthemum bifolium</i>	98	11	48	325	6515	0.05	0.02
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	84	5	37	546	6584	0.08	0.035
<i>Luzula pilosa</i>	81	1	6	23	183	0.13	0.001
<i>Trientalis europaea</i>	79	3	20	32	1375	0.02	0.002
<i>Convallaria majalis</i>	66	3	17	116	1181	0.10	0.01
<i>Rubus saxatilis</i>	57	9	54	3511	16436	0.21	0.23
<i>Hepatica nobilis</i>	52	3	34	632	3430	0.18	0.04
<i>Anemone nemorosa</i>	45	1	8	9	306	0.03	—
<i>Vaccinium myrtillus</i>	40	9	62	2837	26866	0.11	0.18
<i>Melampyrum sylvaticum</i>	37	1	7	19	294	0.06	0.001
<i>Galeobdolon luteum</i>	26	1	25	171	640	0.27	0.01
<i>Ramischia secunda</i>	25	0.5	8	28	201	0.14	0.002
<i>Solidago virgaurea</i>	22	1	33	47	1926	0.02	0.003
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	18	1	54	43	3418	0.01	0.003
<i>Pyrola rotundifolia</i>	12	1	15	128	698	0.18	0.01
<i>Deschampsia flexuosa</i>	11	0.5	19	15	317	0.05	0.001
<i>Actaea spicata</i>	9	0.5	4	4	99	0.04	—
<i>Dryopteris spinulosa</i>	8	0.5	16	12	441	0.03	0.001
<i>Aegopodium podagraria</i>	5	0.5	7	12	126	0.10	0.001
<i>Lycopodium clavatum</i>	5	0.5	27	63	684	0.09	0.004
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	4	0.1	8	29	67	0.43	0.002
<i>Viola mirabilis</i>	4	0.2	10	54	110	0.49	0.003
<i>Veronica officinalis</i>	4	0.1	2	—	—	—	—
<i>Fragaria vesca</i>	4	0.1	4	—	—	—	—
<i>Lycopodium selago</i>	3	0.1	3	—	—	—	—
<i>Equisetum sylvaticum</i>	2	0.1	0.5	—	—	—	—
<i>Hypericum perforatum</i>	1	0.01	1	—	—	—	—
<i>Pulmonaria obscura</i>	1	0.2	22	—	—	—	—
<i>Paris quadrifolia</i>	1	0.01	1	—	—	—	—
<i>Lycopodium annotinum</i>	1	0.2	1	—	—	—	—
				15248	105508		1.0

$$\eta^2 = \frac{15248}{105508} = 0.14.$$

П р и м е ч а н и е. Подчеркнуты достоверные значения η^2 .

ТАБЛИЦА 2

Теснота связи η^2 синузий напочвенного покрова с эдафическими факторами

Синузии	N	P	K	pH	Почвенная разность	Плодородие
Травяно-кустарничковые	0.06	0.04	0.02	0.14	0.06	0.11
Моховые	0.05	0.03	0.04	0.13	0.04	0.19
Травяно-кустарничковые моховые	0.06	0.05	0.03	0.14	0.05	0.14

Таким же образом была установлена связь напочвенного покрова с остальными почвенными факторами; результаты показаны в табл. 2.

Проведенный анализ позволяет оценить роль почвенных факторов в образовании мозаики напочвенного покрова в еловом лесу как второстепенную. Вместе с тем, как отмечалось нами ранее (Кирикова, 1974), эдафические факторы неравноценны в своем влиянии на варьирование растительности. На фоне очень слабых связей заметно выделяются сложные комплексные факторы (почвенное плодородие), а также кислотность почвы.

ЛИТЕРАТУРА

Б о ч М. С., В. И. В а с и л е в и ч, И. В. И г н а т е н к о. (1970). Количественная оценка связи растительности и почв в тундровой зоне. Экология, 5. — К и р и к о в а Л. А. (1974). Изучение связи трав и кустарничков елового леса с почвенным плодородием. В кн.: Количественные методы анализа растительности, Уфа. — П л о х и н с к и й Н. А. (1970). Биометрия.

Ленинградский государственный
университет.

Получено 10 III 1977.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 58.005 (571.56+571.65) : 582.717 : 582.998

А. П. Хохряков

ДВА НОВЫХ ВИДА — *SAXIFRAGA PSEUDOAJANICA*
КНОКНР., СЕМ. *SAXIFRAGACEAE* И *DENDRANTHEMA*
XEROMORPHUM КНОКНР., СЕМ. *COMPOSITAE* — С ХРЕБТА
ЧЕРСКОГО (ЯКУТСКАЯ АССР И МАГАДАНСКАЯ ОБЛАСТЬ)

A. P. KHOCHRJAKOV. TWO NEW SPECIES —
SAXIFRAGA PSEUDOAJANICA KNOCHR. (*SAXIFRAGACEAE*)
AND *DENDRANTHEMA XEROMORPHUM* KNOCHR. (*COMPOSITAE*) FROM
THE CHERSKY MOUNTAIN RANGE (YAKUTSK A. S. S. R. AND MAGADAN REGION)

В последнее время все больше выясняется своеобразие флоры известняковых выходов хребта Черского на отрезке между реками Индигиркой и Колымой. Из этого района уже известны эндемичные для него виды родов *Salix*, *Papaver*, *Potentilla*, *Oxytropis*. К этой же группе принадлежат и еще два нижеописываемых вида.

1. *Saxifraga pseudoajanica* Khokhr. sp. nov. Planta laxe caespitosa, dense foliosa (foliis quadrifariam imbricatis), glauca; cauliculi ramosissimi. Folia late obovata, 2.5—4 mm lg., 1.5—3 mm lt., obtusa vel orbiculata, subtus valde carinata, margine laterali ciliata, margine superiore eciliata, apice anguste incrassata et hic 3-foveolata; foveolae impressae, calce secretoria instructae (interdum foveolae sine calce). Caules floriferi 1.5—3 cm lg., recti, foliorum jugis 3—5. Calycis tubus crateriformis, ca. 3 mm in diam., prope basin pilis sparsis obsitus; laciniae ovatae, 3—4 mm lg., obtusatae, glabrae, margine ciliatae. Petala late obovata, 6—8 mm lg., 5—7-nervia, violacea. Stamina corolla breviora, antheris griseo-caeruleis.

Habitat in declivibus calcareis schistosis.

Т у р у s: prov. Magadanensis, fl. Subkandjia (jugum Czarskii), 10 VII 1975, A. P. Khokhrjakov et M. T. Mazurenko (MHA, isotypus LE).

П а р а т у р у s: Jacutia, distr. Momensis, lacus Darpir, 21 VI 1974, A. P. Khokhrjakov et M. T. Mazurenko.

A f f i n i t a s. A *S. ajanica* Sipl. foliis carinatis et calyce eglanduloso, a *S. oppositifolia* L. foliis trifoveolatis bene differt.

Обитает на известняковых щебенчатых склонах.

Т и п: Магаданская обл., р. Субкандья (хр. Черского), 10 VII 1975, А. П. Хохряков и М. Т. Мазуренко.

П а р а т и п: Якутия, Момский р-н, оз. Дарпир, 21 VI 1974, А. П. Хохряков и М. Т. Мазуренко.

Р о д с т в о. От *S. ajanica* Sipl. отличается килеватыми листочками и отсутствием железистого опушения на чашечке, а от *S. oppositifolia* L. — листья с 3 ямками, выделяющими известь.

S. oppositifolia L. в известняковых районах хребта Черского мною пока не встречена. Ближайшие ее местонахождения к этому району располагаются у нас в верховьях Колымы (близ поселков Кулу и Омчак Магаданской области) и в верховьях Омолона (реки Правая Хадаранджа, Авландя). В этих пунктах она вполне типична: имеет листья с одной ямкой, не выделяющей извести.

2. *Dendranthema xeromorphum* Khokhr. sp. nov. Planta caudice perenni, residuis foliorum emortuorum vetustorum dense tecto, astolonifero, raro stolonibus brevibus suborthotropis 1—1.5 cm lg. Caules erecti, 10—20 cm alt., foliosi, semper simplices, apice tomentosiusculi, griseo-virides. Folia radicalia et caulina inferiora numerosa, 1.5—3 cm lg., 1—2 cm lt., longe petiolata; laminae tripartitae vel pinnatifidae, raro bitripartitae vel bipinnatifidae, lobis terminalibus linearibus, 3—5 mm lg., 0.8—1.2 mm lt., apice vulgo longe acutatis; folia caulina media et superiora minora, breviter petiolata vel sessilia, pinnatifida. Calathidium tantum unum; involucrium 10—15 mm in diam., phyllis margine nigris vel rufis, rarius hyalinis. Flores ligulatis vulgo albi, raro albo-rosei, ligulis 1—1.5 cm lg., 3—4 (ad 5) mm lt.; flores tubulosi flavi. Achenia ignota.

Habitat in declivibus schistosis calcareis montium jugi Czarskii inter flumina Indigirca et Kolyma in alt. 1000 m s. m.

Т у р у s: prov. Magadanensis, fl. Subkandjia (jugum Czarskii), 10 VII 1975, A. P. Khokhrjakov et M. T. Mazurenko (MHA, isotypus LE).

П а р а т и п и: Jacutia, distr. Momensis, lacus Darpir, 27 et 29 VI 1974, A. P. Khokhrjakov; prov. Magadanensis, distr. Sejmcanensis, fl. Kolyma, prope «Zamok», 31 VII 1957, M. T. Mazurenko; prov. Magadanensis, distr. Omoljensis, fl. Avlandjia, 3 VIII 1976, A. P. Khokhrjakov.

A f f i n i t a s. *A. D. mongolicum* (Ling) Tzvel. et *D. zawadskii* (Herbich) Tzvel. caudicibus perennibus et floribus ligulatis albis brevibus differt.

Т и п: Магаданская обл., р. Субкандья (хр. Черского), 10 VII 1975, А. П. Хохряков и М. Т. Мазуренко.

П а р а т и п ы: Якутия, Момский р-н, оз. Дарпир, 27 и 29 VI 1974, А. П. Хохряков; Магаданская обл., Сеймчанский р-н, р. Колыма, урочище «Замок», 31 VII 1975, М. Т. Мазуренко; Магаданская обл., Омолонский р-н., р. Авландя, 3 VIII 1976, А. П. Хохряков.

Р о д с т в о. От *D. mongolicum* (Ling) Tzvel. и *D. zawadskii* (Herbich) Tzvel. отличается многолетним каудексом и белыми более короткими язычковыми цветками.

В районе р. Субкандьи наш новый вид растёт вместе с *D. mongolicum*, но в разных стациях: этот последний встречается ниже границы леса по долинам рек, в то время как *D. xeromorphum* обитает по известняковым щебнистым плато и склонам на границе леса и выше.

Институт биологических проблем севера
ДВНЦ АН СССР,
Магадан.

Получено 27 V 1976.

УДК 582.662

В. П. Бочанцев

РОД *AGATHOPHORA* (FENZL) BUNGE (*CHENOPODIACEAE*)

V. P. BOTSCHANTZEV. THE GENUS *AGATHOPHORA* (FENZL) BUNGE (*CHENOPODIACEAE*)

Осуществлена критическая ревизия рода *Agathophora* (Fenzl) Bunge. Обосновывается его отделение от рода *Halogeton* C. A. Mey. В составе рода рассматриваются 5 видов: *Agathophora alopecuroides* (Delile) Fenzl ex Bunge — давно известный вид, *A. postii* (Eig) Botsch., перенесенная из рода *Salsola* L., и три новых вида — *A. algeriensis* Botsch., *A. galalensis* Botsch. и *A. iraqensis* Botsch. Даны описание рода, ключ для определения видов и описание всех видов с указанием типовых образцов и распространения.

Agathophora (Fenzl) Bunge, 1862, Mém. Acad. Sci. Pétersb. 7 sér, 4, 11 : 92. — *Halogeton* C. A. Mey. sect. *Agathophora* Fenzl, 1851, in Ledeb. Fl. Ross. 3, 2 : 831. — *Halogeton* C. A. Mey. subgen. *Agathophora* (Fenzl) Maire, 1962, Fl. Afriq. Nord, 8 : 186.

Полукустарники с гладкими или густо покрытыми сосочками, оче ред ными ветвями и листьями. Молодые ветви с беловатой корой. Стеблевые листья мясистые, вальковатые или булавовидные, тупые или с шипиком на верхушке, в пазухе с пучком толстоватых, прямых или слегка извитых, довольно длинных волосков и с несколькими укороченными листьями. Прицветные листья, сходные со стеблевыми, в пазухе с пучком волосков и с клубочком из 3—15 сидячих цветков; каждый цветок с двумя прицветниками. Прицветнички мясистые, яйцевидные, тупые или с шипиком на верхушке, в пазухе с пучком волосков. Околоцветник с боков сплюснутый. Листочков околоцветника 5, свободных, пленчатых, при плодах у середины или выше ее (иногда на $\frac{2}{3}$ длины) развивающих 3, реже 4 или 5 крыльев; под крыльями 3 из них становятся кожистыми, 2 остаются пленчатыми, а над крыльями все 5 листочков пленчатые. Крылья горизонтальные, пленчатые; 3 из них примерно одинаковой величины, а остальные 2 (если они развиты) значительно более мелкие. Тычинок 5; тычиночные нити линейные, плоские, прикрепленные снаружи подпестичного диска; пыльники продолговатые, на верхушке с небольшим плотным тупым придатком, разделены примерно до середины. Подпестичный диск чашевидный с продолговатыми, утолщенными, на верхушке закругленными и покрытыми сосочками лопастями. Рыльца 2, шиловидных, наружу дуговидно или спирально изогнутых. Семена вертикальные. Околоплодник пленчатый. Зародыш спиральный.

Т и п: *Agathophora alopecuroides* (Delile) Fenzl ex Bunge.

В 1851 г. была описана секция *Agathophora* Fenzl рода *Halogeton* С. А. Меу. В 1862 г. Бунге возвел *Agathophora* в ранг рода. Однако в дальнейшем, вплоть до настоящего времени, некоторые систематики продолжали считать *Agathophora* не самостоятельным родом, а только секцией или подродом рода *Halogeton* С. А. Меу. С таким решением вопроса нельзя согласиться, так как достаточно много и весьма существенных признаков отличают род *Agathophora* (Fenzl) Bunge от рода *Halogeton* С. А. Меу., в чем можно убедиться из таблицы.

Сравнение признаков двух родов

<i>Halogeton</i> С. А. Меу.	<i>Agathophora</i> (Fenzl) Bunge
Однолетники Цветки по 3—27 в клубочке Все 5 листочков околоцветника развивают крылья; иногда крылья очень короткие, зачаточные Все 5 крыльев примерно одинаковой величины, развиваются у верхушек листочков околоцветника (не ниже $\frac{3}{4}$ его длины) Все 5 листочков околоцветника, развивающих крупные крылья, при плодах остаются пленчатыми; все 5 листочков околоцветника, имеющих зачаточные крылья, под крыльями становятся кожистыми Тычинок 5 или 2, иногда их нет Тычиночные нити расположены в одной плоскости с лопастями подпестичного диска Пыльники меньше 1 мм длины Подпестичный диск чашевидный с 5 пленчатыми лопастями (когда тычинок 5), или в виде одного-двух пленчатых зубцов у каждой тычинки (когда тычинок 2); иногда отсутствует (у женских цветков) Рыльца нитевидные, прямые Семена вертикальные или горизонтальные	Полукустарники Цветки по 3—15 в клубочке Обычно 3 листочка околоцветника развивают крылья, иногда развивается 4 или 5 крыльев 3 крыла примерно одинаковой величины, а если развиваются 4-е и 5-е крылья, то они значительно меньше остальных трех; крылья развиваются у середины листочков околоцветника или немного выше ее (не выше $\frac{2}{3}$ длины листочков) 3 листочка околоцветника при плодах под крыльями становятся кожистыми, а остальные 2 остаются пленчатыми, даже если имеют крылья Тычинок 5 Тычиночные нити прикреплены снаружи подпестичного диска Пыльники немного больше 1 мм длины Подпестичный диск чашевидный с 5 утолщенными лопастями Рыльца шиловидные, наружу дуговидно или спирально изогнутые Семена вертикальные

В роде *Agathophora* (Fenzl) Bunge был известен всего один вид — *A. alopecuroides* (Delile) Fenzl ex Bunge. Теперь их больше — один вид переносится из рода *Salsola* L. — *Agathophora postii* (Eig) Botsch., и описываются три новых.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА AGATHOPHORA (FENZL) BUNGE

1. Нижняя уплощенная часть прицветного листа у нижних клубочков вдвое шире его верхней вальковатой части 3. *A. alopecuroides* (Delile) Fenzl ex Bunge.

+ Нижняя уплощенная часть прицветного листа у нижних клубочков только немного шире его верхней вальковатой части 2.

2. Растения густо покрыты короткими сосочками. Хотя бы только одна пара прицветничков у нижних клубочков с шипиком на верхушке. Наружные листочки околоцветника с заостренной верхушкой 3.

+ Растения обычно гладкие. Прицветнички обычно без шипика на верхушке. Наружные листочки околоцветника с закругленной верхушкой 4.

3. У нижних клубочков только одна пара прицветничков с шипиком на верхушке. Внутренние листочки околоцветника с закругленной, выемчато-зубчатой верхушкой. Крылья развиваются выше середины листочков околоцветника (примерно на $\frac{2}{3}$ их длины). Пыльники до 1.1 мм длины 4. *A. iragensis* Botsch.

+ У нижних клубочков обычно больше, чем одна пара прицветничков с шипиком на верхушке. Внутренние листочки околоцветника с заостренной верхушкой. Крылья развиваются у середины листочков околоцветника. Пыльники до 1.5 мм длины 5. *A. algeriensis* Botsch.

4. Крылья развиваются обычно у середины листочков околоцветника. Рыльца примерно равны столбику 1. *A. postii* (Eig) Botsch.

+ Крылья развиваются выше середины листочков околоцветника (примерно на $\frac{2}{3}$ их длины). Рыльца почти вдвое длиннее столбика 2. *A. galalensis* Botsch.

1. Folia floralia glomerulorum inferiorum parte inferiore applanata quam superior teres duplo latiore 3. *A. alopecuroides* (Delile) Fenzl ex Bunge.

+ Folia floralia glomerulorum inferiorum parte inferiore applanata quam superior teres vix tantum latiore 2.

2. Plantae dense breviter papillosae. Bracteolae duae saltem glomerulorum inferiorum apice aculeolo terminatae. Perigonii phylla exteriora apice acutata 3.

+ Plantae plerumque leves. Bracteolae apice plerumque non aculeolatae. Perigonii phylla exteriora apice rotundata 4.

3. Bracteolae glomerulorum inferiorum duae tantum apice aculeolo terminatae. Perigonii phylla interiora apice rotundata sinuato-dentata, supra medium (ad $\frac{2}{3}$ longitudinis) alata. Antherae ad 1.1 mm longae 4. *A. iragensis* Botsch.

+ Bracteolae glomerulorum inferiorum plus quam duae apice aculeolatae. Perigonii phylla interiora apice acutata, ad medium alata. Antherae ca 1.5 mm longae 5. *A. algeriensis* Botsch.

4. Perigonii phylla ad medium plerumque alata. Stigmata stylo subaequilonga 1. *A. postii* (Eig) Botsch.

+ Perigonii phylla supra medium (ad $\frac{2}{3}$ longitudinis) alata. Stigmata stylo subduplolongiora 2. *A. galalensis* Botsch.

1. *Agathophora postii* (Eig) Botsch. comb. nov. — *Salsola postii* Eig, 1945, Palest. Journ. Bot. Jerus. ser. 3, 3 : 131, fig. 4; Mousterde, 1966, Nouv. Fl. Liban Syrie, 1 : 432, pl. 144, 3. — *Aellenia postii* (Eig) Aellen, 1953, in Mousterde, Fl. Djebel Druze : 87, in adnot. — *Halogeton alopecuroides* auct. non Moq.: Zohary, 1966, Fl. Palaestina, 1 : 179, pl. 263; Mousterde, 1966, Nouv. Fl. Liban Syrie, 1 : 439, pl. 149, 3.

Растопыренно-ветвистый полукустарник около 40 см выс. Стеблевые листья до 18 мм дл. и 2.3 мм толщ., вальковатые, тупые, иногда с шипиком (до 2 мм дл.) на верхушке, в пазухе с несколькими короткими, тупыми листьями. Нижние прицветные листья длиннее клубочков, верхние равны им; нижняя уплощенная часть прицветных листьев немного шире их верхней вальковатой части. Клубочки из 3—15 цветков. Прицветнички тупые, до 5 мм дл. и 3 мм шир.; 2 нижних прицветничка в клубочке длиннее цветков, остальные равны им. Листочки околоцветника во время цветения около 3 мм дл., наружные продолговато-яйцевидные с закругленной верхушкой, внутренние продолговатые с закругленной и мелко-тупозубчатой верхушкой, при плодах до 4 мм дл.; у середины околоцветника или немного выше ее развиваются 3, реже 4—5 крыльев до 3.5—4.5 мм дл. Пыльники до 1.5 мм дл. (придаток 0.15 мм дл.) и 0.7 мм шир. Рыльца равны столбику.

Л е к т о т и п: Syria. El Jebach to el Beida, 18 VII 1890, fl. G. E. Post (HJ).

От *A. alopecuroides* (Delile) Fenzl ex Bunge хорошо отличается обычно более длинными, довольно часто тупыми стеблевыми и прицветными листьями, более узкими основаниями прицветных листьев и тупыми прицветничками.

Р а с п р о с т р а н е н и е: Египет (Приморская и Аравийская пустыни, Синай), Саудовская Аравия, Палестина, Сирия.

Salsola postii Eig была описана по цветущим растениям, собранным в Сирии. Другие гербарные образцы этого вида, кроме перечисленных в первоописании, не были известны, поэтому описание вида оказалось недостаточно полным. Однако и тех признаков, которые сообщались в описании и которые можно было наблюдать на типовом образце, оказалось вполне достаточно, чтобы усомниться в принадлежности этого вида к роду *Salsola* L. У типа вида в пазухах всех листьев имеются густые пучки грубоватых, довольно длинных, прямых или слегка извитых волосков; цветки в пазухах прицветных листьев сидячие, собраны в клубочки по 3—7 штук; на 3, реже на 4 листочках околоцветника видны зачаточные крылья; подпестичный диск высокий, чашевидный, с продолговатыми, утолщенными, покрытыми сосочками лопастями; тычиночные нити прикреплены снаружи подпестичного диска; рыльца довольно длинные, шиловидные. Все эти признаки свидетельствуют о том, что рассматриваемое растение скорее всего является видом рода *Agathophora* (Fenzl) Bunge.

Изучив имевшиеся в моем распоряжении сирийские растения, относимые исследователями к роду *Agathophora* (Fenzl) Bunge, я убедился, что и они принадлежат к рассматриваемому виду, только в его описание необходимо внести некоторые дополнения, прежде всего в характеристику листьев. Почти все листья у этого вида тупые, но хотя бы незначительная часть нижних стеблевых листьев имеет шипик на верхушке. У других экземпляров часто все или почти все стеблевые и прицветные листья имеют шипик. Растения с шипиком на листьях или без него растут совместно и не различаются по другим признакам. Даже у одного растения на разных побегах иногда преобладает один из двух типов листа. Исследование значительного числа образцов из разных стран в различном фенологическом состоянии позволяет уже с полной уверенностью считать рассматриваемые растения еще одним, особым видом рода *Agathophora* (Fenzl) Bunge — *A. postii* (Eig) Botsch. Он распространен довольно широко — от Сирии до Египта. Растения, относящиеся к этому виду, ранее неправильно отождествляли с *A. alopecuroides* (Delile) Fenzl ex Bunge.

Встречающиеся иногда, очень похожие на *A. postii*, но покрытые сосочками растения, видимо, являются гибридами этого вида с *A. iragensis* Botsch.

2. *Agathophora galalensis* Botsch. sp. nov.

Suffrutex divaricato-ramosus, ca 25 cm altus, ramis juvenilibus levibus. Folia caulina levia ad 14 mm longa, 2 mm crassa, clavata, obtusa vel aculeolo ad 1.5 mm longo terminata, in axilla unacum foliis brevibus obtusis vel

aculeolis coronatis sita; floralia inferiora glomerulis sublongiora, superiora eis aequilonga, omnia apice aculeolata, parte inferiore applanata quam superior clavata sublatiore. Glomeruli 3—7 flori. Bracteolae leves obtusae, ad 3.5 mm longae, 2 mm latae, duae infimae floribus sublongiores, reliquae eis aequilongae. Perigonii phylla sub anthesi 2.2 mm longa, oblonga, apice rotundata, fructificatione 3.8 mm longa, supra medium (ad $\frac{2}{3}$ longitudinis) alata, alis ad 2.8 mm longis. Antherae 1.2 mm longae (appendice 0.15 mm longa), 0.5 mm latae. Stigmata stylo duplo longiora.

Т у п у с: E. Egypt. S. Galala, Um Zenasir, 4200 ft, 7 XII 1944, fr. P. H. Davis (K).

Ab *A. postii* (Eig) Botsch. foliis caulinis et floralibus plerumque clavatis, perigonii phyllis multo supra medium alatis et stigmatibus stylo duplo longioribus bene differt.

Д и с т р и б у т и о: Aegyptus (Galala).

3. *Agathophora alopecuroides* (Delile) Fenzl ex Bunge, 1862, Mém. Acad. Sci. Pétersb. 7 sér., 4, 11 : 92. — *Salsola alopecuroides* Delile, 1813, Fl. Égypte Explic. Planch. : 200, pl. 20, fig. 1; ejusd. 1824, Descr. Égypte, ed. 2, 19 : 222. — *S. glomerulata* Lippi ex Delile, 1813, Fl. Égypte Explic. Planch. : 200, in syn.; ejusd. 1824, Descr. Égypte, ed. 2, 19 : 81, nom. nud., 222, in syn. — *Halogeton alopecuroides* (Delile) Moq. 1840, Chenop. monogr. enumer. : 161. — *Anabasis alopecuroides* (Delile) Moq. 1849, in DC. Prodr. 13, 2 : 210. — *Halogeton alopecuroides* (Delile) Moq. var. *laevis* Maire, 1962, Fl. Afriq. Nord, 8 : 188, descr. gall.

Растопыренно-ветвистый полукустарник около 50 см выс. Молодые ветви гладкие. Стеблевые листья гладкие, до 10 мм дл. (включая шипик до 3 мм дл.) и 2.5 мм толщ., вальковатые, на верхушке суженные и увенчанные шипиком, в пазухе с несколькими короткими листьями, тоже имеющими шипик. Нижние прицветные листья длиннее клубочков, верхние равны им; нижняя уплощенная часть прицветных листьев вдвое шире их верхней вальковатой части. Клубочки из 3—15 цветков. Прицветнички гладкие, до 5 мм дл. и 2.5 мм шир.; 1—3 пары нижних прицветничков в клубочке с шипиком на верхушке (до 1.2 мм дл.), длиннее цветков, остальные тупые, равны им. Листочки околоцветника во время цветения около 2.5 мм дл., наружные продолговатые с закругленной верхушкой, внутренние продолговато-обратнояйцевидные с закругленной верхушкой, при плодах до 4 мм дл.; у середины околоцветника развиваются 3, реже 4—5 крыльев, до 2.5 мм дл. Пыльники 1.3 мм дл. (придаток 0.2 мм дл.) и 0.6 мм шир. Рыльца равны столбику.

Т и п: Cette plante croit dans le désert, aux environs des Pyramides, fr. A. Raffeneau-Delile (MPU). Не видел.

Р а с п р о с т р а н е н и е: Египет (район пирамид Гиза).

4. *Agathophora iraqensis* Botsch. sp. nov. — ?*Halogeton alopecuroides* (Delile) Moq. var. *papillosus* Eig, 1945, Palest. Journ. Bot. Jerus. ser. 3, 3 : 137.

Suffrutex divaricato-ramosus, ca 40 cm altus, ramis juvenilibus dense breviter papillois. Folia caulina dense breviter papillosa, ad 9 mm longa (aculeolo 2 mm longo incluso), 1.7 mm crassa, clavata, apice subito angustata, aculeolo terminata, in axilla unacum foliis aliquot brevibus aculeolo coronatis vel obtusis sita; floralia inferiora glomerulis longiora, superiora eis aequilonga, parte inferiore applanata quam superior clavata sublatiore. Glomeruli 3—7 flori. Bracteolae ad 3.5 mm longae, 2 mm latae, dense breviter papilloae, glomerulorum inferiorum duae plerumque aculeolo terminatae floribus sublongiores, reliquae obtusae eis aequilongae, glomerulorum superiorum omnes obtusae floribus aequilongae. Perigonii*phylla sub anthesi ca 2.8 mm longa, exteriora late lanceolata acutata, interiora oblonga, apice rotundata, sinuato-dentata, fructificatione ca 3.5 mm longa, supra medium (ad $\frac{2}{3}$ longitudinis) tri-, rarius quadri-guinquealata, alis ad 2.5 mm longis. Antherae ca 1.1 mm longae (appendice 0.1 mm longa), 0.6 mm latae. Stigmata stylo aequilonga.

Т у п у с: Iraq, nr. Shithatha (c. 8 km E.), c. 38 km W. of Karbala,

colluvial soil (gravelly alluvium), alt. c. 40 m, 20 XI 1956, n° 16168, fr. E. Guest, A. Al-Rawi and K. H. Rechinger (K).

Ab *A. postii* (Eig) Botsch. ramis, foliis bracteolisque dense breviter papillois, bracteolis glomerulorum inferiorum aculeolis coronatis, perigonii phyllis exterioribus acutatis multo supra medium alatis bene differt.

D i s t r i b u t i o: Aegyptus (Sinai), Arabia, Palaestina, Iordania, Syria, Iraq, Iran?, Pakistania?

5. *Agathophora algeriensis* Botsch. sp. nov. — *Halogeton alopecuroides* (Delile) Moq. var. *papillosus* Maire, 1962, Fl. Afriq. Nord, 8 : 188.

Suffrutex divaricato-ramosus, ca 25 cm altus, ramis juvenilibus dense breviter papillois. Folia caulina dense breviter papillosa, ad 14 mm longa (aculeolo 3 mm longo incluso), 1.5 mm crassa, teretia apice subito angustata, aculeolo coronata, in axilla unacum foliis aliquot brevibus aculeolo terminatis oriunda; floralia inferiora glomerulis longiora, superiora eis aequilonga, parte infima applanata quam superior teres sublatiore. Glomeruli 3—7 flori. Bracteolae ad 4 mm longae, 2 mm latae, dense breviter papilloae, glomerulorum inferiorum aculeolo terminatae, duae infimae floribus longiores, reliquae obtusae eis aequilongae, glomerulorum superiorum obtusae floribus aequilongae. Perigonii phylla sub anthesi ca 2.8 mm longa, late lanceolata, acuminata, fructificatione ad 4.2 mm longa, medio trialata, alis ad 2.2 mm longis. Antherae ca 1.5 mm longae (appendice 0.25 mm longa), 0.6 mm latae. Stigmata stylo aequilonga.

T y p u s: Algeria. Ouargla, 21 IV 1967, fr. H.-N. Le Houérou (LE).

Ab *A. postii* (Eig) Botsch. ramis, foliis bracteolisque dense breviter papillois, bracteolis inferioribus apice aculeolo terminatis et perigonii phyllis acutatis bene differt.

D i s t r i b u t i o: Marocco, Algeria.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 18 IV 1977.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.3 : 582.683.2

Л. Е. Беляева, Н. С. Фурса, А. А. Смыченко

ЭМБРИОЛОГИЯ *SYRENIA CANA* (PILL. ET MITT.) NEILR.
(*BRASSICACEAE*).

1. Развитие зародыша и эндосперма

L. E. BELYAEVA, N. S. FURSA, A. A. SMICHENKO.
THE EMBRYOLOGY OF *SYRENIA CANA* (PILL. ET MITT.) NEILR.
(*BRASSICACEAE*) 1. DEVELOPMENT OF THE EMBRYO AND ENDOSPERM

Изучено развитие зародыша, эндосперма и кожуры у *Syrenia cana* от оплодотворения до полного созревания семян. Установлено наличие флавоноловых гликозидов в пыльце, рыльце, тканях семяпочки. Предполагается, что эти вещества как источники углеводов принимают участие в процессах опыления, оплодотворения и формирования семян. Зародышевый мешок окружен интегументальным тапетумом, содержание флавонолов в котором на протяжении развития семени изменяется. Процесс оплодотворения проходит аналогично другим видам сем. *Brassicaceae*, но слияние спермия с полярными ядрами центральной клетки наблюдается несколько раньше, чем слияние спермия с ядром яйцеклетки. Оплодотворение в разных семяпочках одной и той же завязи наблюдается в течение 3 дней. Эндосперм развивается по нуклеарному типу, зародыш — по Стусифегае-типу. Наличие хлоропластов отмечено в шаровидном зародыше с момента заложения инициалей семядолей, в зародыше зрелых семян они отсутствуют. После оплодотворения в клетках внешнего, а затем и внутреннего интегументов накапливается крахмал, количество которого первоначально возрастает, а с момента дифференциации зародыша и появления в нем хлоропластов уменьшается и в коже зрелых семян не наблюдается вовсе. Отмечены случаи полиэмбрионии. Описано строение кожуры и происхождение ее слоев.

К перспективным отечественным источникам препаратов кардиотоксического действия относятся виды *Erysimum* L. и *Syrenia* Andrz. (Маккаревич, 1970; Максютин, 1970; Абубакиров, 1971). Положение этих филогенетически близких родов в системе сем. *Brassicaceae* недостаточно установлено (Комаров, Буш, 1939; Клоков, Висюлина, 1953; Касумов, 1958). Не останавливаясь на всех системах *Brassicaceae*, отметим работу Гайека (Hayek, 1911). В основу своей системы он положил развитие зародыша. В состав трибы *Arabideae* им включены подтрибы *Sisymbriinae* и *Erysiminae*. М. В. Котов выделил роды *Erysimum* и *Syrenia* в отдельную трибу *Erysimeae* (Hayek) Kotov, расположив ее между трибами *Sisymbrieae* Schulz и *Arabideae* (Hayek ex Parte) Kotov (Клоков, Висюлина, 1953). Системы родов *Erysimum* и *Syrenia* еще нуждаются в разработке, чему препятствует большая однородность их морфологических признаков. Учитывая данные анатомических исследований кожуры семян, А. А. Алявдина (1931) считала необоснованным выделение *Syrenia* из рода *Erysimum* в самостоятельный род. Результаты исследований флавоноидного состава 9 видов *Erysimum* и 3 видов *Syrenia* (Фурса, 1970) свидетельствуют, что их агликоны на уровне трибы *Erysimeae* составляют гомохемотаксономическую группу, в основном представленную изорамнетином и кверцетином; между тем трибы *Sisymbrieae* и *Arabideae* однородностью агликонов не отличаются. Первая по разнообразию агликонов является одной из самых сложных в семействе. Виды второй характеризуются преимущественно наличием производных кемпферола и

кверцетина. Флавоноидные гликозиды являются хемотаксономическим признаком на уровне родов. С целью выяснения филогенетического родства и решения спорных вопросов систематики определенный интерес могут представить также сравнительно-эмбриологические исследования родов *Erysimum* и *Syrenia*.

Ранее нами были изучены оплодотворение и эмбриогенез у широко используемых в СССР в медицине видов *Erysimum* — *E. canescens* Roth (Смыченко, Беляева, 1968; Смыченко, 1971) и *E. cheiranthoides* L. (Беляева, 1967а, 1968). Имеются также данные по эмбриологии *E. pannonicum* Crantz (Родионова, 1971а). За исключением одного краткого сообщения (Беляева и др., 1971) сведений по эмбриологии видов *Syrenia* нет, о чем свидетельствуют также работы Дэвиса (Davis, 1966) и Г. Б. Родионовой (1967а).

В настоящей работе описаны некоторые особенности оплодотворения, развития семени, зародыша и эндосперма у наиболее широко распространенного на юге европейской части СССР вида *Syrenia cana* (Pill. et Mitt.) Neilr. (= *S. angustifolia* (Ehrh.) Reichb., *S. ucrainica* Klok.) (Барбарич и др., 1965; Зоз и др., 1967; Гейдеман, 1975).

Материал и методика

Полевые опыты проводили на коллекционном питомнике Запорожского медицинского института. Для фиксации завязи цветков, взятых в 1-й, 2-й, 3-й и 4-й дни цветения, использовали хроматетформоловую смесь по С. Г. Навашину. На более поздних стадиях развития фиксацию формирующихся плодов и семян осуществляли фиксаторами Я. С. Модилевского и С. Г. Навашина через каждые 3 дня до их полного созревания. Обработку материала и изготовление постоянных препаратов проводили по общепринятой цитологической методике. Срезы толщиной 10—12 мкм окрашивали гематоксилином по Гейденгайну и кислым фуксином с подкраской метиленовым зеленым по Я. С. Модилевскому. Препараты зарисовывали с помощью рисовального аппарата РА-4 при увеличениях 20×8, 20×40, 20×60. Накопление запасных питательных веществ и флавоноидов изучали на свежем материале, используя микрохимические реакции и метод хроматографии на бумаге.

Результаты исследований

Syrenia cana (Pill. et Mitt.) Neilr. является одно- или двулетним растением. Оно произрастает на песках вторых речных террас между Днестром и Волгой и относится к понтичному песчаному элементу (Зоз и др., 1967; Беляева и др., 1974). Цветок находится в раскрытом состоянии 4—5 дней. Сперва, примерно за сутки до раскрытия рыхлого бутона, появляется рыльце. К моменту раскрытия цветка заканчивается формирование пыльцы.

Характер внутриклеточного метаболизма у пыльцы и рылец различен (Бритиков, 1952; Поддубная-Арнольди и др., 1961; Голубинский, 1974). В частности, нами обнаружено значительное содержание флавоноловых гликозидов в рыльцах и пыльниках; значительно меньше их в связнике, тычиночных нитях, столбике, завязи пестика и семяпочках. Рыльце выделяется также по содержанию негликозидированных форм флавонолов и продуктов их распада кислотного характера. Возможно, этим обусловлена более кислая реакция тканей рылец. При прорастании пыльцы происходит ферментативный гидролиз сложных флавоноловых гликозидов, являющихся, по-видимому, источниками углеводов.

В завязи *Syrenia cana* имеется от 35 до 65 семяпочек в отличие от *Erysimum canescens*, у которого развивается до 80 семяпочек (Смыченко, 1971). В тканях столбика пыльцевые трубки отмечены через 3 часа после опыления. Через сутки после раскрытия цветка в разных семяпочках одной и той же завязи нами наблюдались одновременно неоплодотворенные

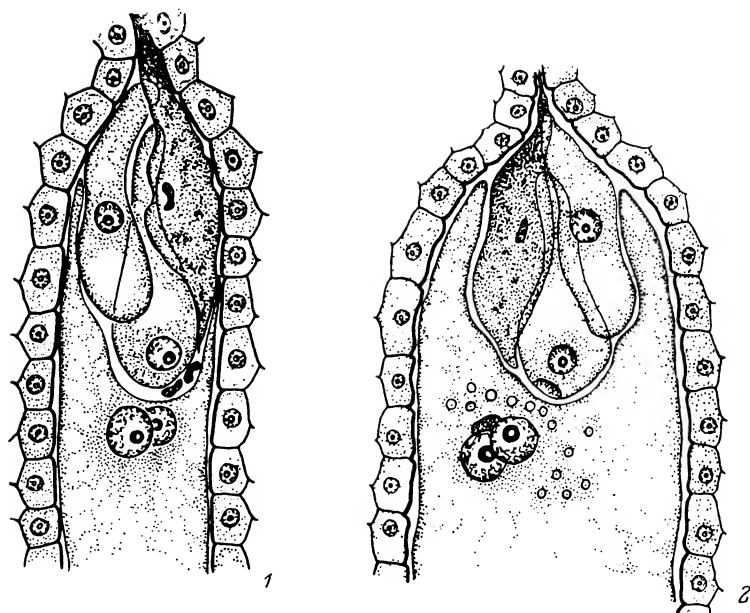


Рис. 1. Двойное оплодотворение у *Syrenia cana*.

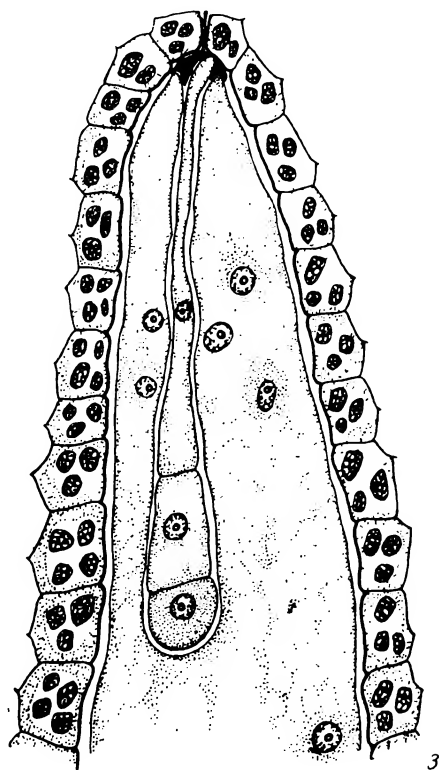
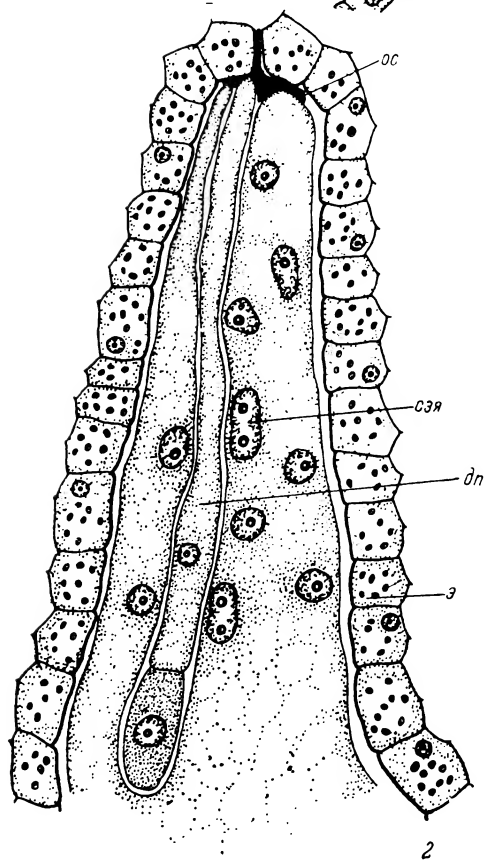
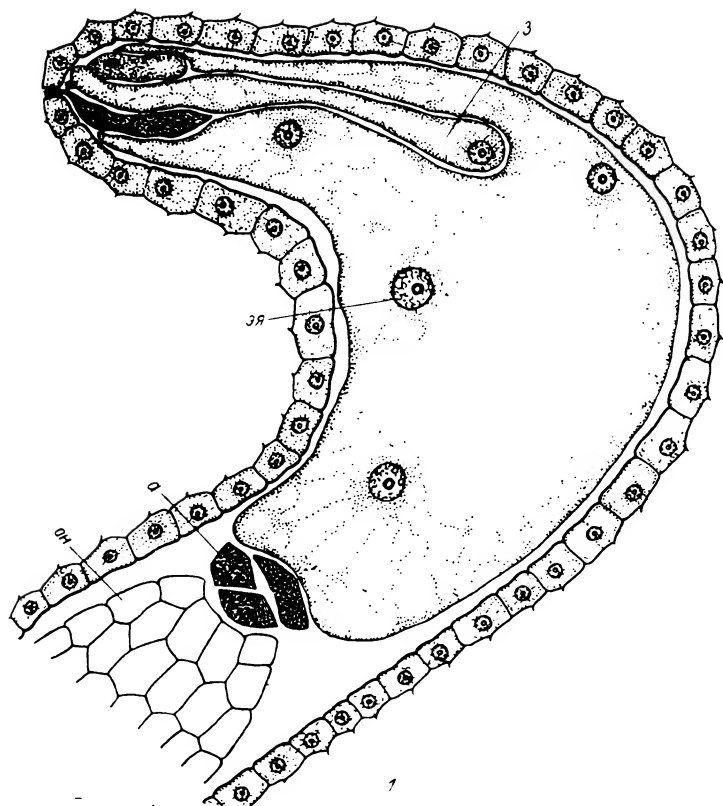
1 — спермии между яйцеклеткой и центральной клеткой, 2 — вхождение спермия в яйцеклетку и объединение в ядре центральной клетки.

яйцеклетки, процесс оплодотворения и удлинненные зиготы. Через 3 суток после опыления оплодотворение осуществляется во всех семязпочках завязи. Свое содержимое пыльцевая трубка, как у большинства видов покрытосеменных, изливает в синергиду, о чем свидетельствуют ее помутнение и уменьшение в размерах. В отличие от *Hesperis steveniana* DC. (Родионова, 1967б), у которого спермии начинают расходиться уже от конца разрушенной синергиды, у *S. cana* они, выйдя из синергиды, размещаются между яйцеклеткой и центральной клеткой, а затем внедряются в последние (рис. 1, 1).

Спермии в зародышевом мешке имеют почкообразную форму, хроматин ядра находится в рыхлом состоянии, ядрышко незаметно. Слияние спермиев с ядром яйцеклетки и полярными ядрами центральной клетки происходит неодновременно. Второй процесс протекает быстрее. Тройное слияние в центральной клетке наблюдается тогда, когда второй спермий лишь внедряется в яйцеклетку, но еще не вступает в контакт с ее ядром. В это время в центральной клетке зародышевого мешка отмечено большое количество крахмальных зерен (рис. 1, 2). Содержание флавоноловых гликозидов в тканях пестика и семязпочек уменьшается. Возможно, что приток углеводов в зародышевый мешок частично осуществляется за счет их усиленного ферментативного гидролиза.

С момента оплодотворения начинают дегенерировать антиподы, но их остатки в виде темноокрашенных сгустков наблюдаются еще тогда, когда эндосперм имеет уже не менее 4 ядер (рис. 2, 1). Подобное состояние антипод описано и у других видов *Brassicaceae* (Родионова, 1966, 1971б).

Деление первичного ядра эндосперма всегда предшествует делению зиготы. Развитие эндосперма осуществляется по нуклеарному типу, что характерно для всех изученных видов семейства (Иоффе, 1957; Кавецкая, 1958; Ильина, 1962; Беляева, 1967б; Смыченко, 1971, и др.). В работе по эмбриогенезу *Arabidopsis thaliana* (L). Heynh. М. С. Яковлев и Г. К. Алимова (1976) детально описали также стадии развития эндосперма. Они отмечают, что эндосперм у этого вида проходит ценоцитную и клеточную стадии, причем первая характеризуется синхронными митотическими делениями. Подобные явления мы наблюдали у *S. cana*. На ранних этапах развития эндосперма происходят синхронные митозы.



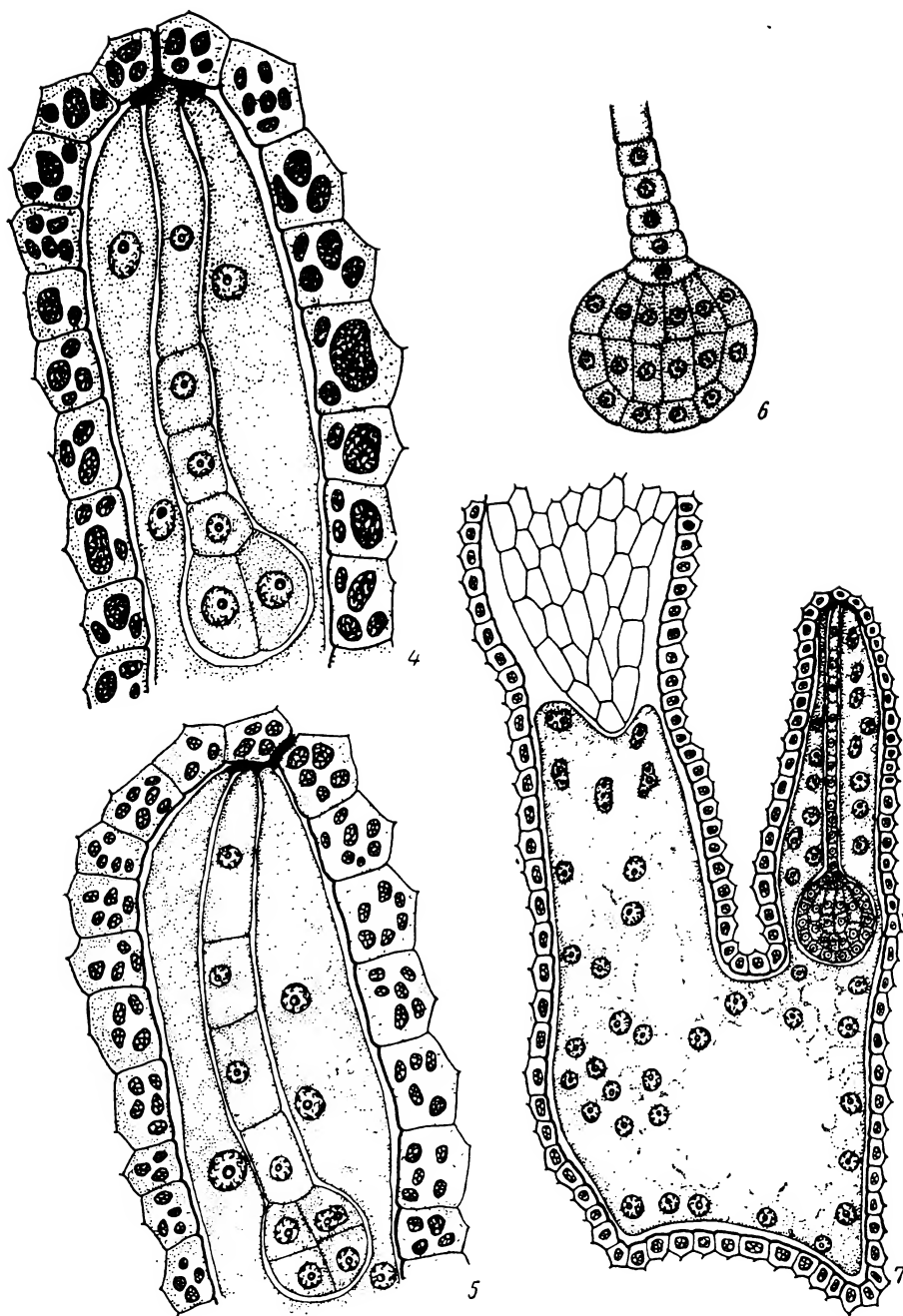


Рис. 2. Развитие зародыша и эндосперма у *Syrenia cana*.

1: *з* — зигота, *эя* — эндоспермальные ядра, *а* — антиподы, *он* — остатки нуцеллуса; 2: *дн* — двухклеточный проэмбрио, *сэя* — сливающиеся эндоспермальные ядра, *э* — эндотелий, *ос* — остатки синергид; 3 — проэмбрио с двухклеточным подвеском; 4 — стадия квадрантов; 5 — стадия октантов, 6 — многоклеточный зародыш с выраженной гипофизарной клеткой, начало образования эмбриодермы; 7 — зародышевый мешок с многоклеточным зародышем, эндоспермальными ядрами и остатками клеток нуцеллуса.

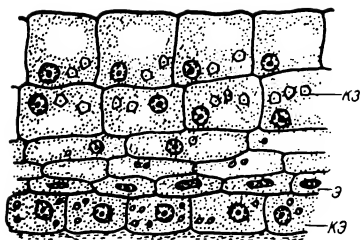


Рис. 3. Клетки интегументов и эндосперма на стадии сгибания зародыша у *Syrenia cana*.

кз — крахмальные зерна, э — эндотелий, кэ — клеточный эндосперм с алейроновыми зернами.

На более поздних стадиях развития нуклеарного эндосперма по мере разрастания зародышевого мешка синхронность делений нарушалась. Первыми к митотическому делению приступали эндоспермальные ядра центральной части зародышевого мешка, затем митозы наблюдались и в ядрах микропиллярного и халазального концов эндосперма. Эндосперм в полости зародышевого мешка распределяется неравномерно. Наибольшие скопления ядер наблюдаются в микропиллярном и халазальном концах. Такое распределение ядер объясняется активными обменными процессами в связи с поступлением питательных веществ к развивающемуся зародышу (Иоффе, 1957; Кордюм, 1957), что

подтверждается и нашими исследованиями. Происходит интенсивный приток веществ к халазальному концу зародышевого мешка, и клетки нуцеллярного выроста, ранее, видимо, содержавшие флавонолы, становятся к этому времени пустыми.

Форма и величина ядер эндосперма в разных участках зародышевого мешка неодинаковы (рис. 2, 2, 7). Ядра микропиллярного и особенно халазального скоплений, нередко сливаясь, становятся крупными, приобретают неправильную форму, некоторые из них содержат по 2 и более ядрышек (рис. 2, 7). Величина ядер и число ядрышек в них связаны со степенью их полиплоидности (Иоффе, 1968). Слияние ядер свидетельствует об их возрастающей физиологической активности (Цингер, 1958).

В клеточное состояние эндосперм переходит через 8—11 суток после начала цветения одновременно с заложением инициалей семяздолей в зародыше. Подобное состояние отмечено у *Erysimum canescens* через 14—16 суток (Смыченко, 1971). Первые эндоспермальные клетки возникают в самой широкой части зародышевого мешка, вблизи зародыша. В дальнейшем процесс клеткообразования распространяется на всю периферическую часть. Лишь участок эндосперма, граничащий с нуцеллярным выростом, не переходит в клеточное состояние, оставаясь свободноядерным. Образовавшиеся клетки эндосперма различны по величине. По периферии и в микропиллярной части зародышевого мешка располагаются клетки, заполненные густым содержимым, с небольшими вакуолями; клетки внутренних слоев в большей степени вакуолизированы и отличаются от периферических крупными размерами. На более поздних этапах эмбриогенеза зародыш поглощает весь эндосперм, от которого ко времени созревания семян остается один, редко два слоя клеток, расположенных по периферии, и несколько слоев в области халазы. Эти клетки заполнены алейроновыми зернами (рис. 3).

Зигота перед делением, как у многих видов *Brassicaceae* (Sulbcha, 1957; Смыченко, 1971; Родионова, 1971а, б; Алимова, 1973, и др.), сильно вытягивается; ядро и цитоплазма смещаются в апикальный конец, расположенный в центральной, наиболее широкой части зародышевого мешка (рис. 2, 1). Первое деление зиготы происходит в то время, когда в микропиллярном конце зародышевого мешка содержится не менее 8 эндоспермальных ядер (рис. 2, 2). Развитие зародыша почти не уклоняется от *Cruciferae*-типа (Soueges, 1919). В зиготе первоначально образуется поперечная перегородка, в результате чего возникают две разные по размеру клетки: длинная — базальная и короткая — апикальная (рис. 2, 2). Второе деление вначале происходит в базальной клетке. Из двух возникающих клеток подвеска одна значительно длиннее (рис. 2, 3). В результате последующих делений формируется многоклеточный нитевидный подвесок, состоящий из 17—19 клеток; между тем у изученных видов *Erysimum* он состоит из 9—12 клеток (Смыченко, 1971; Родионова, 1971а). Размеры клеток подвеска неодинаковы. Наиболь-

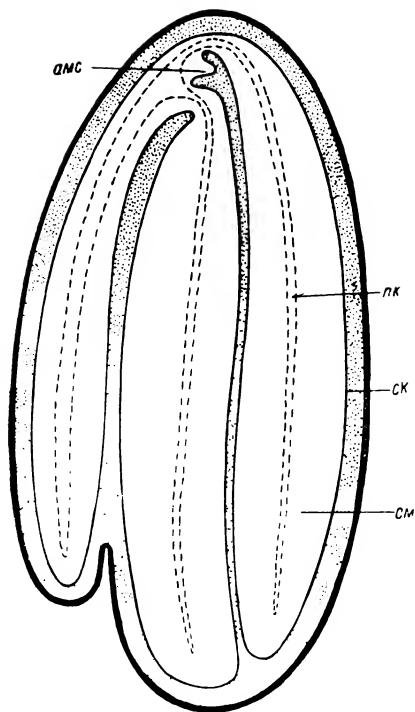


Рис. 4. Зрелый зародыш у *Syrenia cana*.

амс — апикальная меристема стебля, см — семядоли, ск — семенная кожура и остатки эндосперма, пак — прокамбиальные пучки.

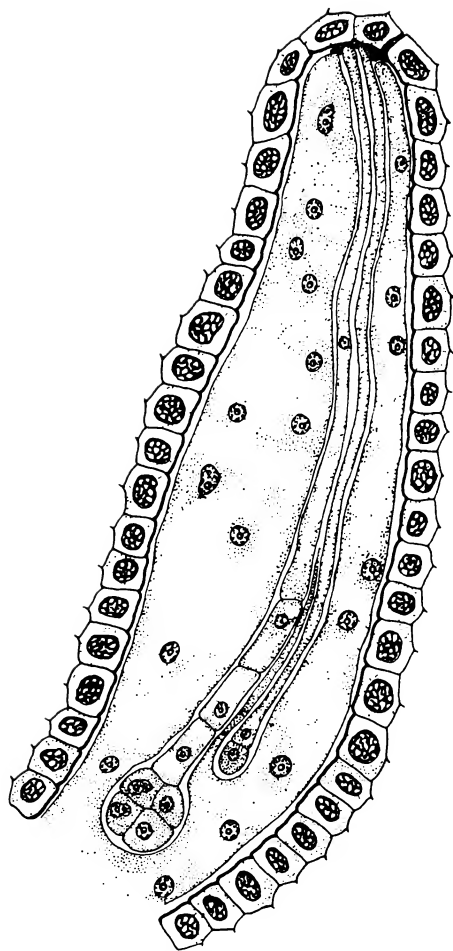


Рис. 5. Полиэмбриония у *Syrenia cana*.

шая, базальная клетка примыкает непосредственно к микропиле и по ширине равна остальным клеткам в отличие от *Capsella bursa-pastoris*. Клетки подвеска бедны цитоплазмой и сильно вакуолизированы. Гипофизарная клетка становится хорошо заметной, когда в нижней части зародыша начинает образовываться эмбриодерма (рис. 2, 6). В клетке, образующей инициали корневого чехлика, продольная перегородка закладывается, когда подвесок состоит из 10—12 клеток (рис. 2, 7).

Апикальная клетка приступает к делению после того, как образуются 3—4 клетки подвеска. Вначале возникает продольная перегородка, затем перегородка, перпендикулярная первой. Эти деления приводят к образованию 2-, 4- и 8-клеточных проэмбрио (рис. 2, 3—5). Последовательность клеточных делений при образовании шаровидного зародыша такая же (рис. 2, 7), как у *Arabidopsis thaliana* (Яковлев, Алимова, 1976). Число клеток подвеска уменьшается с началом интенсивного роста семядолей. Через 25—27 суток после опыления зародыш занимает почти всю полость разросшегося зародышевого мешка. В семядолях и корешке различимы прокамбиальные тяжи (рис. 4).

При изучении *in vivo* на 7—9-е сутки после опыления в ядерном эндосперме наблюдаются хлоропласты. В формирующемся зародыше появление хлоропластов приурочено к началу его дифференциации. Хлорофиллоносность зародыша свойственна всем представителям сем. *Brassicaceae* (Июффе, 1952; Яковлев, Жукова, 1973). Хлоропласты в зародыше *S. cana*

хорошо различимы, когда все его органы уже дифференцированы, но в зародыше зрелых семян они отсутствуют.

На стадии зародыша, имеющего сердцевидную форму, вначале в корешке, а затем в семядолях накапливается крахмал. На более поздних этапах эмбриогенеза количество крахмала уменьшается, и в зрелом семени он встречается лишь в виде единичных зерен в клетках зародышевого корешка. Из запасных питательных веществ в зрелом зародыше обнаружены белки и жиры.

Сформированный зародыш согнутый, его семядоли плоские, несколько длиннее корешка (рис. 4). Положение зародыша — косо-спиннокорешковое.

Одновременно с развитием зародыша, формированием эндосперма и его дегенерацией происходят изменения в тканях семяпочки. После оплодотворения сначала в микропиллярной и халазальной частях наружного интегумента, а затем во всех клетках обоих интегументов появляются крахмальные зерна и небольшое количество жира. Крахмальные зерна в клетках внутреннего интегумента более мелкие, чем у наружного. В эндотелии на стадии 2—4-клеточного зародыша появляются флавонолы. Их количество особенно возрастает ко времени появления хлоропластов в эндосперме и зародыше. В кожуре зрелых семян они локализируются преимущественно в пигментном слое.

С ростом и развитием зародыша клетки обоих интегументов трансформируются. Кожура зрелого семени состоит из 5—6 слоев: внешний, включающий эпидерму, клетки которой утолщены и содержат слизистые вещества; два ряда субэпидермальных слоев, лишенных содержимого; остатки клеток наружного интегумента; палисадный слой клеток, вытянутых в радиальном направлении с наиболее утолщенными стенками; пигментный слой и внутренний алевроновый слой, представленный в области халазы несколькими рядами клеток.

При изучении ранних этапов эмбриогенеза мы наблюдали случаи образования в одном зародышевом мешке двух зародышей, находившихся на разных стадиях развития (рис. 5). Весьма вероятно, что один из них синергидного происхождения. Тенденция к полиэмбрионии отмечена также у некоторых видов *Arabis* (Czapik, 1974) и *Diplotaxis* (Чайка, 1975). В зрелом семени всегда один зародыш.

Данные исследований *Syrenia cana* и *Erysimum canescens* (Смыченко, 1971) показывают, что ход эмбрионального развития у этих двух видов весьма сходен, но у них есть и некоторые особенности, очевидно, свидетельствующие о правильности выделения рода *Syrenia* Andr. из рода *Erysimum* L.

Авторы благодарны О. П. Камелиной за критические замечания и консультации при оформлении настоящей работы.

ЛИТЕРАТУРА

- А б у б а к и р о в Н. К. (1971). Химия сердечных гликозидов в Советском Союзе. Химия природных соединений, 5. — А л и м о в а Г. К. (1973). Процесс двойного оплодотворения и эмбриогенез у *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. Тез. докл. Всес. симпозиум, посвящ. 75-летию открытия С. Г. Навашинным двойного оплодотворения у покрытосеменных растений, М. — А л я в д и н а А. А. (1931). Значение анатомии плодов и семян для систематики *Cruciferae*. Ж. Русск. бот. общ., 16, 1. — Б а р б а р и ч А. I., С. М. Б р а д і с, О. Д. В і с ю л і н а и др. (1965). Родина хрестоцвітів — *Cruciferae*. Визначник рослин України, Київ. — Б е л я е в а Л. Е. (1967a). Микроспорангій, мікроспора і мужської гаметофіт желтушника левкоїного. Тез. докл. юбил. научн. конференції Запоріжск. гос. медіц. інст., Київ. — Б е л я е в а Л. Е. (1967b). Биология цветения и цитозембриология катрана абиссинского. Авторефер. канд. дисс. Одесса. — Б е л я е в а Л. Ю. (1968). Розвиток чоловічого та жіночого гаметофітів жовтушника лакфіолетового (*Erysimum cheiranthoides* L.). Укр. бот. ж., 25, 5. — Б е л я е в а Л. Е., А. А. С м ы ч е н к о, Е. А. Ч а й к а. (1971). Эмбриология сирени сизой. Тез. докл. V совещ. по эмбриологии растений. Кишинев. — Б е л я е в а Л. Е., А. А. С м ы ч е н к о, В. Н. Ю д и н а. (1974). Биологические особенности сирени седой, выращиваемой в Запоріжской области. Растит. ресурсы, 10, 4. — Б р и т и к о в Е. А. (1952). О некоторых особенностях прорастания пыльников и роста пыльцевых трубок в тканях пестика. Изв. АН СССР, сер. биол., 1. — Г е й д е м а н Т. С. (1975). Сем. крестоцветные — *Cruciferae*. Определитель высших растений Молдавской ССР, Кишинев. — Г о л у б и н с к и й И. Н. (1974). Биология про-

растения пыльцы. — З о з И. Г., Н. Ф. Комиссаренко, Н. А. Черных. (1967). Буфадиенолид-карденолидсодержащие растения флоры СССР. Растит. ресурсы, 3, 2. — И л ь и н а Н. М. (1962). Эмбриологическое исследование горчицы. Вестн. МГУ, биология, почвоведение, 1. — И о ф ф е М. Д. (1952). О наличии хлорофилла в эндосперме крестоцветных. ДАН СССР, 82, 3. — И о ф ф е М. Д. (1957). Развитие зародыша и эндосперма у пшеницы, конских бобов и редиса. Тр. БИН АН СССР, сер. VII, 4. — И о ф ф е М. Д. (1968). Полиплоидизация ядер эндосперма в процессе его развития. Тез. докл. Всес. симпоз. по эмбриологии растений. Киев. — К а в е ц ь к а Г. О. (1958). Цитоембриологические наблюдения над накоплением пожизненных речовин у насінні ріпака. Укр. бот. ж., 15, 4. — К а с у м о в М. А. (1958). Азербайджанские виды рода желтушник и их лечебное значение. Автореф. докт. дисс. Л. — К л о к о в М. В., О. Д. В і с ю л і н а. (1953). Родина хрестоцвіті — *Cruciferae*. Флора УРСР, V. — К о м а р о в В. Л., Н. А. Б у ш. (1939). Сем. крестоцветные. — *Cruciferae*. Флора СССР, VIII. — К о р д ю м Е. А. (1957). До питання про способи розмноження ядер эндосперма *Nigella sativa*. Укр. бот. ж., 14, 4. — М а к а р е в и ч И. Ф. (1970). Сердечные гликозиды растений рода *Erysimum* и *Cheiranthus*. Тез. докл. междунар. симпозиума, Познань. — М а к с ю т и н а Н. П. (1970). Химическое исследование некоторых растительных гликозидов и получение на их основе лекарственных препаратов. Автореф. докт. дисс. Киев. — П о д д у б а я - А р н о л ь д и В. А., Н. В. Ц и н г е р, Т. П. П е т р о в с к а я и др. (1961). Гистохимическое исследование пыльцы и пыльцевых трубок некоторых покрытосемянных растений. Тр. Гл. бот. сада АН СССР, 8. — Р о д и о н о в а Г. Б. (1966). Эмбриологическое исследование *Eruca sativa*. Вестн. МГУ, биология, почвоведение, 1. — Р о д и о н о в а Г. Б. (1967a). Сравнительно-эмбриологическое исследование семейства крестоцветных (*Cruciferae* Juss.). Автореф. канд. дисс. М. — Р о д и о н о в а Г. Б. (1967b). Оплодотворение у *Hesperis steveniana* DC. Научн. докл. высш. школы. Биол. науки, 12. — Р о д и о н о в а Г. Б. (1971a). Эмбриологическое развитие *Erysimum pannonicum* Crantz. Вестн. МГУ, биология, почвоведение, 5. — Р о д и о н о в а Г. Б. (1971b). Эмбриологическое исследование *Hesperis steveniana* DC. В кн.: Морфология цветковых растений. М.—Л. — С м ы ч е н к о А. А. (1971). Биология цветения, плодообразования и накопление сердечных гликозидов в генеративных органах желтушника серого. Автореф. канд. дисс. Одесса. — С м ы ч е н к о А. А., Л. Е. Б е л ь е в а. (1968). Развитие мужского и женского гаметофитов желтушника левкойного и желтушника серого. Тез. докл. Всес. симпоз. по эмбриологии растений, Киев. — Ф у р с а Н. С. (1970). Фенольные соединения некоторых видов семейства крестоцветных. Канд. дисс. Мед. ин-ститут, Запорожье. — Ц и н г е р Н. В. (1958). Семя, его развитие и физиологические свойства. — Ч а й к а Е. А. (1975). Биология цветения, плодообразования *Diplotaxis tenuifolia* DC. и содержание в ее органах некоторых микроэлементов. Автореф. канд. дисс. Одесса. — Я к о в л е в М. С., Г. К. А л и м о в а. (1976). Эмбриогенез у *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. Бот. ж., 61, 1. — Я к о в л е в М. С., Г. Я. Ж у к о в а. (1973). Покрытосемянные растения с зеленым зародышем. — С з а п і k R. (1974). Embryology of five species of the *Arabis hirsuta* complex. Acta biol. crasoviana, ser. bot., 17, 1. — D a v i s L. (1966). Systematic Embryology of the Angiosperms. — H a y e k A. (1911). Entwurf eines Cruciferen-Systems auf phylogenetischer Grundlage. Bot. Centralbl., 27, 2. — S o u e g e s R. (1919). Les premières divisions de l'oeuf et les différenciations du suspenseur chez *Cap-sella bursa pastoris*. Ann. Sci. Nat. Bot., 10, 1. — S u l b c h a K. (1957). Embryology of *Brassica juncea* Czern. and Coss. J. Bot. Soc., 36, 3.

Запорожский медицинский институт.

Получено 18 XII 1976.

УДК 581.84 : 581.48 : 582.972

Н. Н. Андропова

О СТРОЕНИИ СЕМЯПОЧКИ У *RUBIACEAE* JUSS.

N. N. ANDRONOVA. ON THE STRUCTURE OF THE OVULE
OF *RUBIACEAE* JUSS.

Рассматривается эволюция нуцеллуса у *Rubiaceae* в связи с эволюцией археспория. Исходной для мареновых считается семяпочка с многоклеточным археспорием, окруженным одним или несколькими слоями нуцеллуса. От этого типа развитие шло в двух направлениях: 1) ветвь *Phyllis* — вначале сокращалось число археспориальных клеток, а затем редуцировался нуцеллус; 2) ветвь *Vaillantia* — происходила более быстрая редукция нуцеллуса, а затем уменьшение числа археспориальных клеток.

Семейство мареновых (*Rubiaceae* Juss.), насчитывающее свыше 450 родов и до 7000 видов (Тахтаджян, 1966) и, судя по его распространению (Verdcourt, 1958), очень древнее, издавна привлекает внимание исследо-

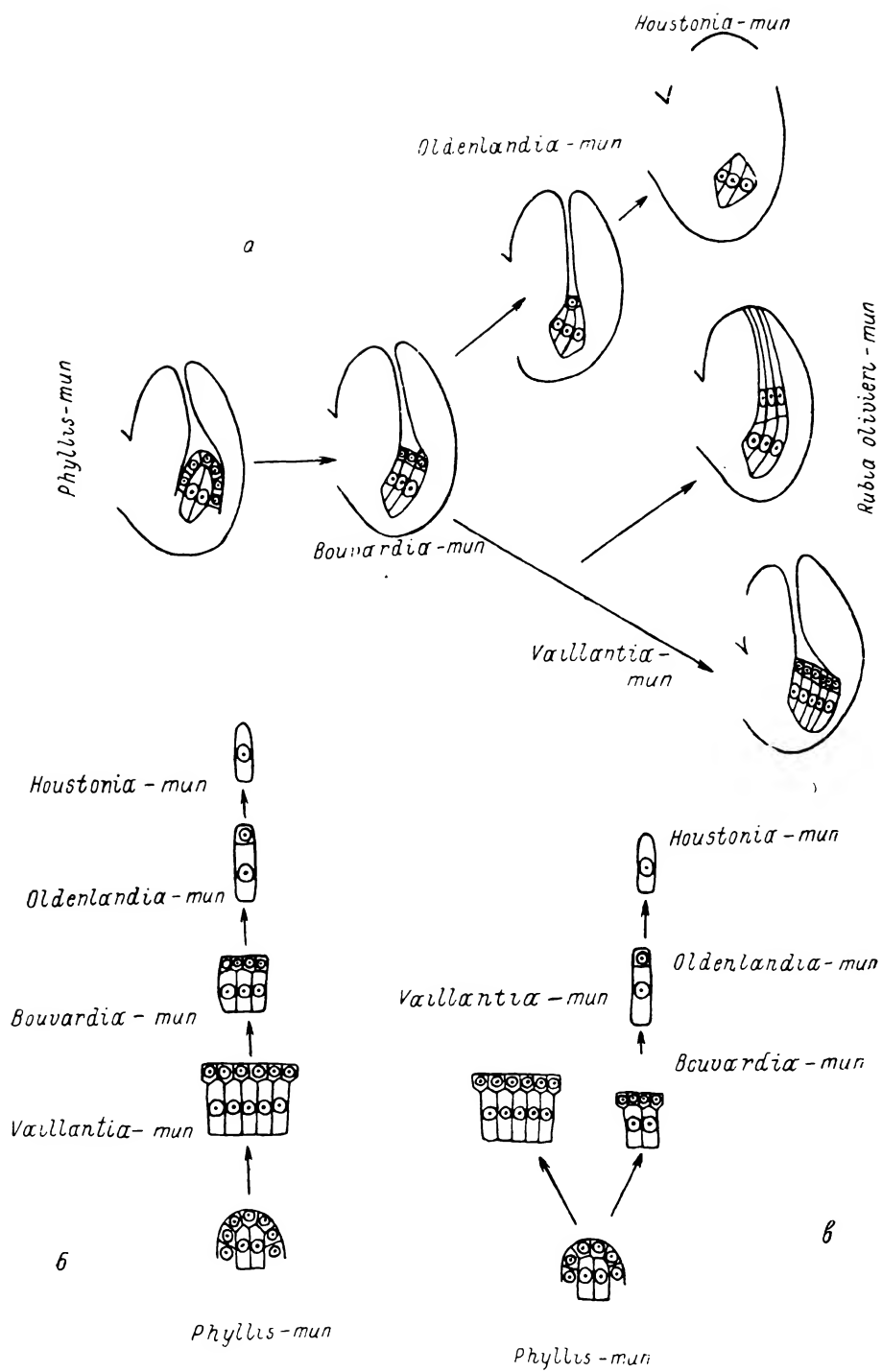


Рис. 1. Схемы эволюции нуцеллуса в сем. *Rubiaceae*.
 а — по Фагерлинд (1937); б—в — по Рагхану и Сринивазану (1941).

вателей своеобразием эмбриологических черт, в том числе строением семязпочки. Шлейден (Schleiden, 1837, цит. по Мегешвари, 1954) считал семязпочку мареновых голой, не имеющей интегумента. Исследования Ллойда (Lloyd, 1902) и Фагерлинда (Fagerlind, 1937) показали, что интегумент имеется, но нуцеллус часто сильно редуцирован. На основе многочисленных данных о строении нуцеллуса у различных представителей мареновых Фагерлинд построил схему предполагаемых последовательных этапов редукции нуцеллуса у этого семейства (рис. 1, а). За исходный, наиболее примитивный он принимает Phyllis-тип — нуцеллус представлен одним слоем клеток, окружающим археспориальными. От этого типа возник Bouvardia-тип, у которого нуцеллус состоит из нескольких клеток (3—4) и выпрямлен. От Bouvardia-типа развитие пошло по двум направлениям: одно из них привело к появлению Vaillantia-типа — в результате увеличения числа нуцеллярных клеток, другое — к Oldenlandia-типу с единственной нуцеллярной клеткой (редко с двумя).

Рагхаван и Сринивазан (Raghavan, Srinivasan, 1941) несколько видоизменили схему Фагерлинда (рис. 1, б, в). По их данным, строение нуцеллуса у мареновых коррелирует с хромосомными числами. Vaillantia-тип ($x=11$) непосредственно берет начало от Phyllis-типа ($x=11$). Число нуцеллярных клеток в Vaillantia-типе не изменяется, происходит лишь выпрямление нуцеллуса. Bouvardia-тип ($x=9, 10$) мог возникнуть либо от Phyllis-типа (в результате редукции и выпрямления нуцеллуса), либо от Vaillantia-типа (вследствие уменьшения числа нуцеллярных клеток). Oldenlandia- и Houstonia-типы (у обоих $x=9$) характеризуются еще большей редукцией нуцеллуса (в последнем типе он уже исчез).

Выводы Фагерлинда и Рагхавана и Сринивазана о примитивности Phyllis-типа совпадают и, по-видимому, верны. Однако в своих схемах эти авторы не учитывали особенности строения археспория.

Общеизвестно, что у большинства покрытосеменных эволюция нуцеллуса и археспория выражается в постепенной их редукции; при этом редукции спорогенной ткани и нуцеллуса обычно тесно связаны, хотя иногда тот или иной процесс запаздывает (Тахтаджян, 1948; Поддубная-Арнольди, 1964).

На схемах Фагерлинда, Рагхавана и Сринивазана исходный Phyllis-тип нуцеллуса сочетается с 1—2 клетками археспория, а производные Vaillantia- и Bouvardia-типы имеют археспорий из нескольких или многих клеток. В характеристике Phyllis-типа Фагерлинд дает описание строения семязпочки у *Phyllis*, имеющего одну археспориальную клетку (на рисунке показаны две), а затем относит к этому же типу *Chiococca* и *Psychotria*, обладающих многоклеточным археспорием. При описании Bouvardia-типа он отмечает небольшое число археспориальных клеток и выводит из него Vaillantia-тип со многими археспориальными клетками.

Наличие многоклеточной археспориальной ткани у покрытосеменных считается примитивным признаком (Schnarf, 1929, 1931; Тахтаджян, 1948; Мегешвари, 1954; Имс, 1964; Поддубная-Арнольди, 1964; Кордюм, 1968, 1973, 1974; Савченко, 1973, и др.). Однако нельзя утверждать, что многоклеточный археспорий всегда является первичным; каждый раз

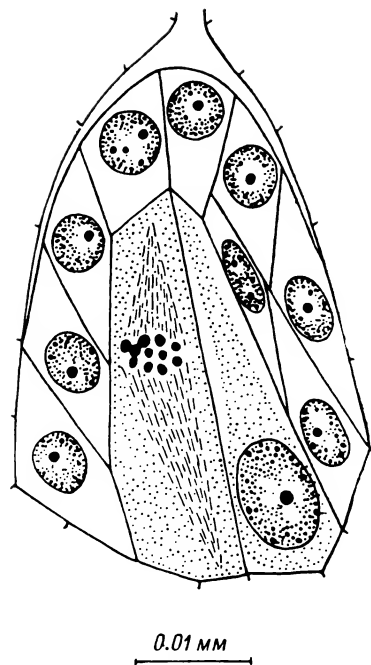


Рис. 2. Продольный срез через центральную часть семязпочки у *Macrosphyra longistyla*.

Рядом со спорогенной клеткой, в которой начался мейоз, лежит потенциально спорогенная клетка; нуцеллус симпетального типа.

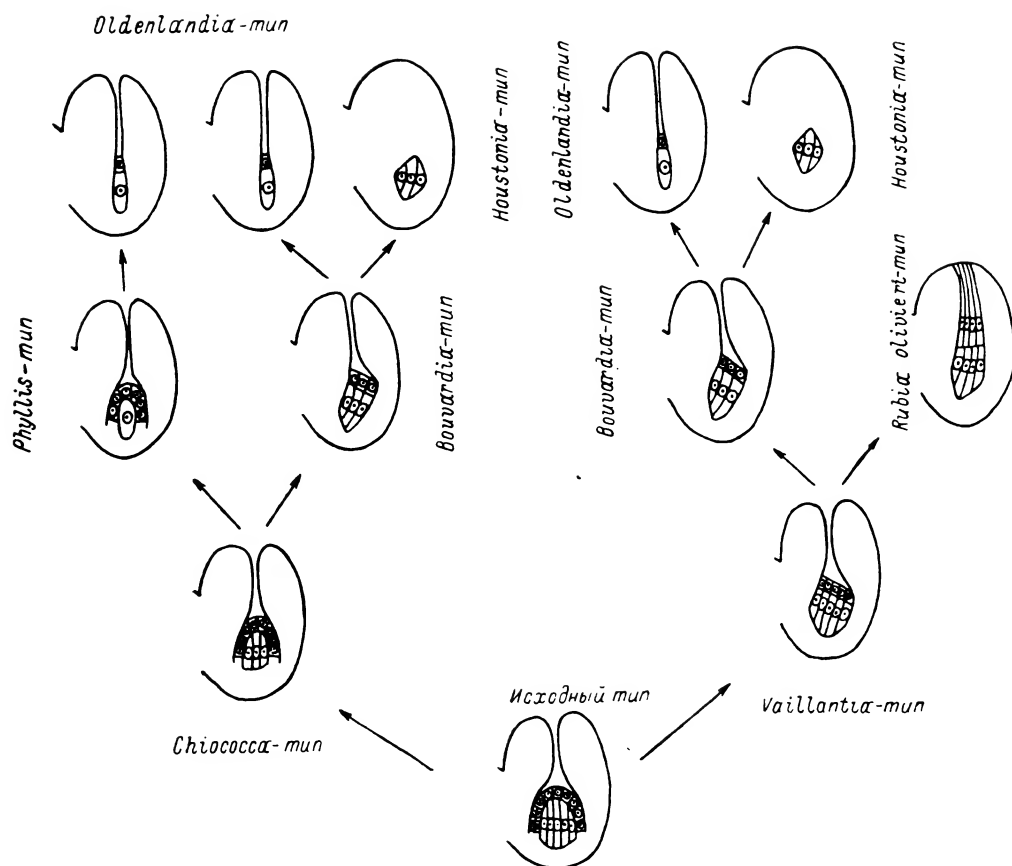


Рис. 3. Схема эволюции нуцеллуса и археспория в сем. *Rubiaceae* по Н. Н. Андроновой.

необходимо тщательное исследование. Примером может служить сем. *Cruciferae*, у которого, по мнению Г. Б. Родионовой (1967), многоклеточная археспориальная ткань вторичная; это же предполагал еще Шнарф (Schnarf, 1929).

У мареновых многоклеточный археспорий сочетается не только с *Vaillantia*-типом нуцеллуса, но и с *Phyllis*-типом. Несколько археспориальных клеток, окруженных нуцеллусом обычного симпетального типа, имеются у *Chiococca*, *Psychotria* (Fagerlind, 1937), *Coffea arabica* (Faber, 1912), *C. liberica* (Faber, 1912; Leliveld, 1938, цит. по Moens, 1965). Более того, у *C. liberica* Фабер (Faber, 1912) наблюдал археспориальную ткань, расположенную под несколькими слоями нуцеллуса. Это единственный случай образования кроющих клеток, обнаруженный у представителей семейства. Иногда наряду с одноклеточным археспорием наблюдаются несколько археспориальных клеток у *Coffea canephora* (Moens, 1965) и 2 археспориальные клетки у *Macrosphyra longistyla* (рис. 2) в сочетании с нуцеллусом симпетального типа, состоящим из 1—2 слоев клеток. Возможно, что это случаи возврата к предковым формам.

Исходной для семейства, по-видимому, следует считать семяпочку с многоклеточным археспорием, окруженным довольно развитым нуцеллусом, возможно, даже с кроющими клетками. В процессе эволюции прекращалось образование париетальных клеток, нуцеллус редуцировался до 1—2-слойного, окружающего археспорий. И вряд ли *Vaillantia*-тип (сочетающийся с многоклеточным археспорием) эволюционировал от исходного через *Phyllis*-тип (с его 1—2-клеточным археспорием). Скорее всего, от исходного типа развитие семяпочек пошло в двух направлениях (рис. 3).

В одной линии эволюции число археспориальных клеток вначале сократилось до нескольких, а затем до одной. Здесь происходило уско-

рение развития за счет уменьшения числа археспориальных клеток. Так сформировался Phyllis-тип, у которого 1—2-клеточный археспорий окружен однослойным нуцеллусом (рис. 4). Между исходным и Phyllis-типами существует ряд переходных форм (у *Chiococca*, *Coffea* и др.).

К Phyllis-типу относится довольно большое число мареновых, изученных к настоящему времени: виды *Ophiorrhiza* (Raghavan, Srinivasan, 1941; Gopinath, Chennaveeraiah, 1961), *Rondeletia amoena* (Schivaramiah, Dutt, 1964), *Stephygyne parviflora* (Ramam, 1954), *Cephalanthus occidentalis* (Fagerlind, 1937), *Mussaenda* sp. (Raghavan, Srinivasan, 1941), *Macrosphyr longistyla* (Андропова, 1975), *Tricalysia reflexa* (рис. 4, а), *Scyphiphora hydrophyllacea* (Karsten, 1891), *Hoffmannia refulgens* (Dahlgren, 1927), *Knoxia corymbosa* (Shivaramiah, Ganapathy, 1961), *Fadogia cienkowskii* (рис. 4, б), *Guettarda speciosa* (Raghavan, Srinivasan, 1941), виды *Coffea* (Faber, 1912; Fagerlind, 1937; Moens, 1965, и др.), виды *Ixora* (Fagerlind, 1937 и данные автора), *Phyllis nobla* (Fagerlind, 1936, 1937).

Возможна дальнейшая эволюция Phyllis-типа в сторону редукции нуцеллуса и раннего заложения интегумента, т. е. к Oldenlandia-типу.

Во второй линии эволюции вначале редуцировался нуцеллус, что свойственно Vaillantia-типу, а археспорий еще оставался многоклеточным. Нуцеллус, состоящий из 7—8 клеток, образовал «подушечку» или «крышечку» над археспорием (рис. 5, 6 и 7, а), а клетки, сжимаемые интегументом, часто вытягиваются в продольном направлении, внедряясь в микропиле. Крайним выражением этого процесса является *Rubia olivieri*-тип. К Vaillantia-типу следует отнести *Putoria calabrica* (Pierpaoli, 1917; Fagerlind, 1936а, 1937) из *Anthospermae* и все изученные *Galieae*: *Sherardia arvensis*, виды *Crucianella* (Lloyd, 1902; Fagerlind, 1937), *Phuopsis stylosa* (Fagerlind, 1937 и данные автора), виды *Galium* (Lloyd, 1902; Fagerlind, 1937; Fargoq, 1960 и данные автора), виды *Asperula* (Lloyd, 1902; Fagerlind, 1937 и данные автора), *Mericarpaea vaillantoides* (Fagerlind, 1937), *Vaillantia hispida* (Lloyd, 1902; Fagerlind, 1937; Venkateswarlu, Rajeswara, 1958), *Callipeltis cucullaria*, виды *Rubia* (Lloyd, 1902; Fagerlind, 1937), *Warburgina factorovskii* (Fagerlind, 1937).

Putoria calabrica обнаруживает сходство с представителями *Galieae* и по другим эмбриологическим признакам (Fagerlind, 1936а, 1937), поэтому *Putoria*, возможно, следует отнести к *Galieae*.

У некоторых *Galieae* обнаружено очень много археспориальных клеток. Например, у *Asperula arcadiensis* число их достигает 200, у *Galium molugo* — около 100 (Fagerlind, 1937). Возможно, что у этих растений первичные археспориальные клетки не потеряли митотической активности; но при этом кроющие клетки не образуются, увеличивается лишь число археспориальных клеток.

Bouvardia-тип, характеризующийся 3—5 нуцеллярными клетками, образующими «крышечку» над немногими археспориальными клетками (рис. 7, б), мог возникнуть в обеих линиях эволюции (ветви Phyllis и Vaillantia): в первой — параллельно с Phyllis-типом, от промежуточных форм типа *Chiococca* и других с археспорием из нескольких клеток в сочетании с нуцеллусом обычного симпетального типа; во второй линии — от Vaillantia-типа или параллельно с ним. По-видимому, именно по этой причине Bouvardia-тип оказался сборным, включающим представителей с $x=9$, 10 (меньше $x=11$, основного числа хромосом семейства) и с $x=14$ (больше $x=11$). Интересно, что мареновые, характеризующиеся Bouvardia-типом нуцеллуса и археспория и имеющие $x=14$, относятся

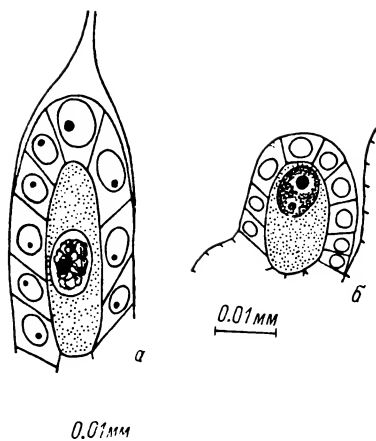


Рис. 4. Археспорий и нуцеллус Phyllis-типа у *Tricalysia reflexa* (а) и *Fadogia cienkowskii* (б).

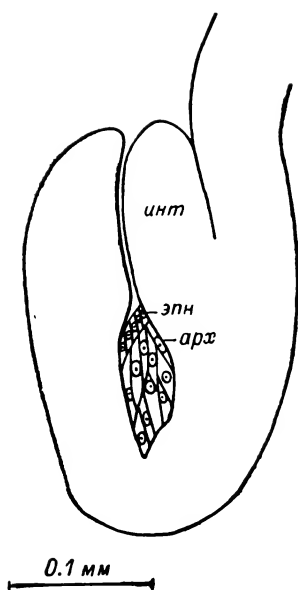


Рис. 5. Семязпочка у *Phuopsis stylosa*.
инт — интегумент, эпн — эпидерма нуцел-
луса, арх — археспорий.

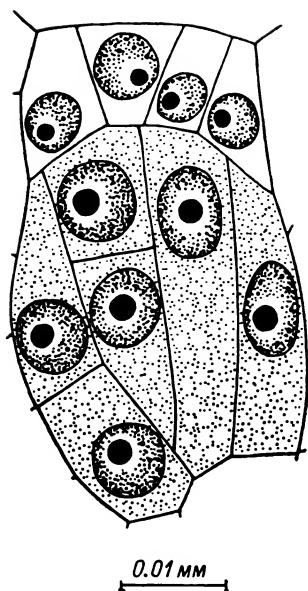


Рис. 6. Срез через центральную часть семяз-
почки у *Asperula humifusa* на стадии формирова-
ния нуцеллуса и археспория Vail-
lantia-типа.

к трибе *Spermacoceae* — это *Richardsonia pilosa* (Lloyd, 1902; Fagerlind, 1937), *Diodia teres*, *D. virginiana* (Lloyd, 1902), *Spermacoce tenuior* (Fagerlind, 1937).

К *Bouvardia*-типу с $x=9, 10$ (ветвь *Phyllis*), кроме *Bouvardia* (Fagerlind, 1937), относятся *Pentas* (Fagerlind, 1937; Raghavan, Srinivasan, 1941) и, по-видимому, *Tarenna asiatica* (Periasamy, Parameswaran, 1965), хотя у последнего вида неизвестно число хромосом.

Oldenlandia-тип с 1—2 нуцеллярными клетками и с 1—3 клетками археспория очень нечетко ограничен от *Bouvardia*-типа. У видов *Oldenlandia* число археспориальных и нуцеллярных клеток колеблется от 1 до 3 (Raghavan, Rangaswamy, 1941; Farooq, 1958; Farooq, Inamuddin, 1969; Siddiqui S. A., S. B. Siddiqui, 1968a; Shivaramaiah, Sundara, 1973). А Фэгерлинд вообще пишет о многоклеточном археспории у *Oldenlandia*. У *Borreria hispida* (= *Spermacoce hispida*) (Raghavan, Srinivasan, 1941; Farooq, 1952, 1959), *B. stricta* (Siddiqui S. A., S. B. Siddiqui, 1968b) и у *Hydrophylax maritima* (Ganapathy, 1956, цит. по Wunderlich, 1971) 1—2-клеточный археспорий и нуцеллус из одной-двух клеток. У *Borreria verticillata* наряду с 3-клеточным археспорием и нуцеллусом из двух клеток (рис. 7, в, 2) часто встречаются одноклеточные археспорий и нуцеллус (рис. 7, в, 1). К *Oldenlandia*-типу, кроме перечисленных видов, относятся *Dentella repens* (Raghavan, Rangaswamy, 1941) и *Anotis wightiana* (Shivaramaiah, 1971).

Houstonia-тип является или дальнейшим этапом развития *Oldenlandia*-типа или формировался параллельно с ним. Он характеризуется наличием одной или нескольких археспориальных клеток, но без нуцеллуса. Интегумент закладывается очень рано; он полностью покрывает археспорий вследствие периклиальных делений клеток эпидермы на ранних стадиях развития семязпочки.

Таким образом, в процессе эволюции мареновых интегумент закладывался все раньше, что было связано с сокращением числа эпидермальных клеток нуцеллуса. *Houstonia*-тип обнаружен пока только у видов *Houstonia* (Lloyd, 1902; Fagerlind, 1937) и *Richardia scabra* (Sundara et al., 1975), причем эти представители типа, видимо, относятся к разным эволюционным ветвям. *Houstonia* входит в состав трибы *Oldenlandieae*

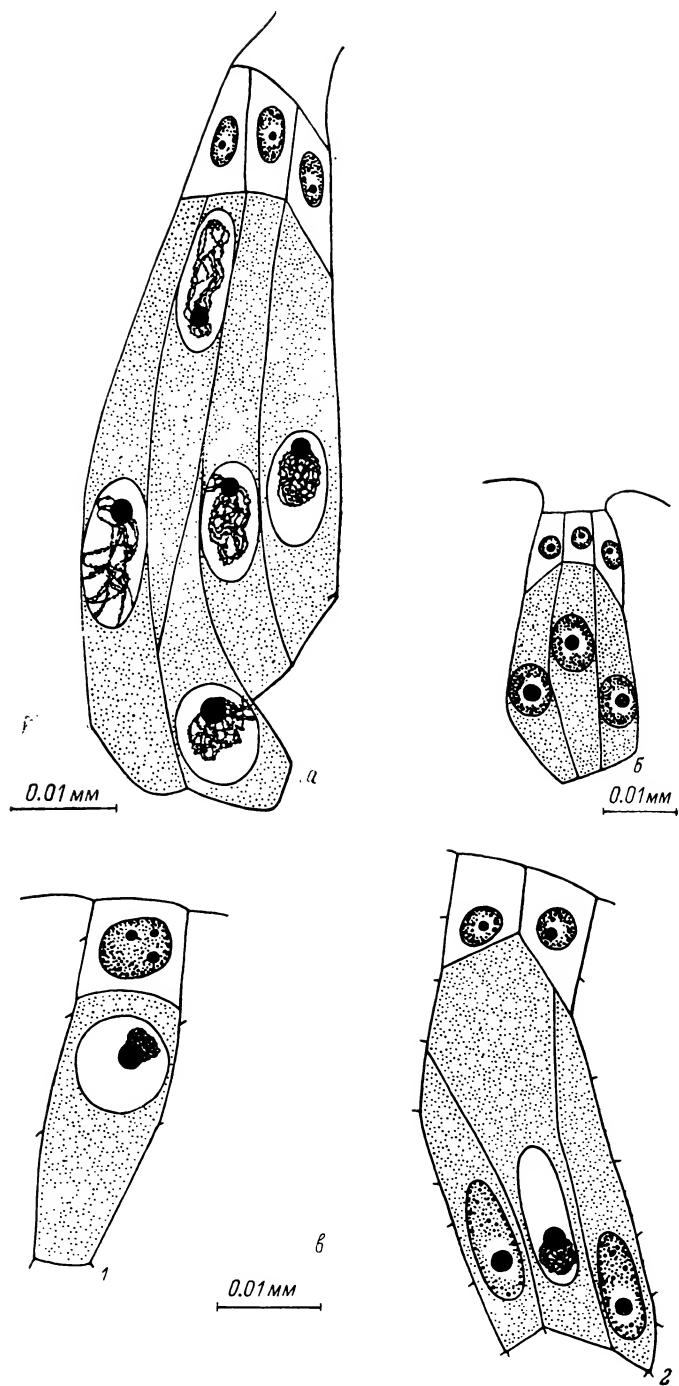


Рис. 7. Археспорий и нуцеллус.

a — *Asperula setosa*, Vaillantia-тип; *б* — *Octodon setosum*, Bouvardia-тип; *в* — *Borreria verticillata* (*1* — Oldenlandia-тип, *2* — переходный тип от Bouvardia к Oldenlandia).

К. Schum. (подсем. *Cinchonoideae* K. Schum.), включающей из изученных мареновых *Ophiorrhiza* (Phyllis-тип), *Pentas* (Bouvardia-тип), *Dentella*, *Oldenlandia* и *Anotis* (Oldenlandia-тип). Учитывая систематическое положение *Houstonia*, этот род, видимо, следует отнести к ветви Phyllis.

Richardia входит в трибу *Spermacoceae* Spreng. (подсем. *Coffeoidae* K. Schum.), которая включает из изученных мареновых роды *Richardsonia*, *Diodia*, *Spermacoce* (Bouvardia-тип), *Hydrophylax* и *Borreria* (Oldenlandia-тип). *Richardia*, очевидно, также относится к эволюционной ветви, берущей начало от Vaillantia-типа.

В нашу задачу не входил анализ эволюции нуцеллуса и археспория в связи с хромосомными числами. Этот вопрос требует специального исследования. Но поскольку основным хромосомным числом семейства считается $x=11$ (Raghavan, Srinivasan, 1941; Тахтаджян, 1966), можно предполагать, что анцестральные формы имели такое же основное число, что свидетельствовало бы в пользу предлагаемой здесь схемы: таксоны, относящиеся к Vaillantia-, Phyllis- и Chiosocsa-типам, имеют $x=11$ (данные приводятся по: Хромосомные числа цветковых растений, 1969). Данные по числам хромосом подтверждают также возникновение Oldenlandia- и Houstonia-типов в разных эволюционных ветвях. Представители Oldenlandia- и Houstonia-типов (возникшие в ветви Phyllis) имеют $x=9$ (*Dentella*, *Oldenlandia*, *Houstonia*), а у таксонов, имеющих Oldenlandia- и Houstonia-типы (ветвь Vaillantia), $x=14$ (*Borreria*, *Richardia*).

Исходной для сем. *Rubiaceae*, видимо, является семяпочка с многоклеточным археспорием, окруженным одним или несколькими слоями нуцеллуса. От этого типа развитие, очевидно, шло в двух направлениях. В первом направлении (ветвь Phyllis) вначале сокращалось число клеток археспория. В результате возник тип Chiosocsa, из которого вследствие дивергенции возникли два типа — Phyllis и Bouvardia. Во втором направлении (ветвь Vaillantia) наблюдались все более раннее заложение интегумента, редукция и выпрямление нуцеллуса, археспорий же вначале оставался многоклеточным — это Vaillantia-тип. От этого типа в результате дивергенции образовались Bouvardia- и Rubia olivieri-типы. Oldenlandia- и Houstonia-типы могли возникнуть в обеих ветвях в процессе дальнейшей редукции археспория или нуцеллуса.

ЛИТЕРАТУРА

- Андропова Н. Н. (1972). К эмбриологии *Fadogia cienkowskii* Schweinf. Бот. ж., 57, 7. — Андропова Н. Н. (1973). К эмбриологии *Octodon setosum* Hieron. (*Rubiaceae*). Бот. ж., 58, 9. — Андропова Н. Н. (1975). Спорогenez и развитие гаметофитов у *Macrosphura longistyla* (DC.) Hook. fil. (*Rubiaceae* Juss., *Gardenieae* DC.). Бюлл. МОИП, отд. биол., 80, 2. — Имс А. (1964). Морфология цветковых растений. — Кордюм Е. Л. (1968). Особенности раннего онтогенеза семяпочек с различным типом археспория у ряда представителей покрытосеменных. Цитология и генетика, 2, 5. — Кордюм Е. Л. (1973). Особенности дифференциации и филогенетическое значение женского археспория покрытосеменных. В кн.: Эмбриология покрытосеменных растений. Кишинев. — Кордюм Е. Л. (1974). Политоно-монофилетическая концепция происхождения покрытосеменных в свете эмбриологических данных. В кн.: Проблемы филогении высших растений. М. — Магешварии П. (1954). Эмбриология покрытосеменных. — Поддубная-Арнольди В. А. (1964). Общая эмбриология покрытосеменных растений. — Родионова Г. Б. (1967). Сравнительно-эмбриологическое исследование семейства крестоцветных (*Cruciferae* Juss.). Автореф. канд. дисс. М. — Савченко М. И. (1973). Морфология семяпочки покрытосеменных растений. — Тахтаджян А. Л. (1948). Морфологическая эволюция покрытосеменных. — Тахтаджян А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. — Хромосомные числа цветковых растений (1969). Под ред. Ан. А. Федорова. — Dahlgren K. V. O. (1927). Die Morphologie des Nuzellus mit besonderer Berücksichtigung der deckzelllosen Typen. Jahrb. wiss. Bot., 67, 1—3. — Faber F. C. von. (1912). Morphologische-physiologische Untersuchungen an Blüten von *Coffea*-Arten. Ann. Jard. Buitensorg, 2, Ser. 40. — Fagerlind F. (1936a). Die Embryologie von *Putoria*. Svensk. Bot. Tidskr., 30, 1—4. — Fagerlind F. (1936b). Embryologische Beobachtungen über die Gattung *Phyllis*. Bot. Notiser, 1—6. — Fagerlind F. (1937). Embryologische, zytologische

und bestäubungsexperimentelle Studien in der Familie *Rubiaceae* nebst Bemerkungen über einige Polyploiditätsprobleme. *Acta Horti Bergiani*, 11, 9. — F a r o o q M. (1952). The embryology of *Borreria hispida* K. Schum. (= *Spermacoce hispida* Linn.) (*Rubiaceae*), a reinvestigation. *Curr. Sci.*, 21, 7. — F a r o o q M. (1958). The embryology of *Oldenlandia corymbosa* Linn. *J. Indian Bot. Soc.*, 37, 3. — F a r o o q M. (1959). The embryology of *Borreria hispida* K. Schum. (= *Spermacoce hispida* Linn.) (*Rubiaceae*) — a reinvestigation. *J. Indian Bot. Soc.*, 38, 2. — F a r o o q M. (1960). The embryology of *Galium asperifolium* Wall. *J. Indian Bot. Soc.*, 39, 2. — F a r o o q M., M. I n a m u d d i n. (1969). The embryology of *Oldenlandia nudicaulis* Roth. *J. Indian Bot. Soc.*, 48, 1—2. — G o p i n a t h P. M., M. S. C h e n n a v e e r a i a h. (1961). A contribution to the embryology of *Ophiorrhiza harristiana* Heyne. *J. Karnatak university, Science*, 6. — K a r s t e n G. (1891). Über die Mangrove—Vegetation in malayischen Archipelag. *Bibl. bot.*, 5, 22—27. — L l o y d F. E. (1902). The comparative morphology of the *Rubiaceae*. *Mem. Torrey Bot. Club*, 8. — M o e n s P. (1965). Developpement de l'ovule et embryogenèse chez *Coffea canephora* Pierre. *Cellule*, 65, 2. — P e r i a s a m y K., N. P a r a m e s w a r a n. (1965). A contribution to the floral morphology and embryology of *Tarenna asiatica*. *Beitr. Biol. Pflanzen*, 41, 1. — P i e r p a o l i I. (1917). Ricerche anatomiche, istologiche ed embriologiche sulla *Putoria calabrica* Pers. *Ann. di Bot.*, 14, 1—2. — R a g h a v a n T. S., K. R a n g a s w a m y. (1941). Studies in *Rubiaceae*. I. Development of female gametophyte and embryo formation in *Dentella repens* Forst. and *Oldenlandia alata* Koch and some cytotaxonomical considerations. *J. Indian Bot. Soc.*, 20, 5. — R a g h a v a n T. S., A. R. S r i n i v a s a n. (1941). Studies in *Rubiaceae*. II. *Spermacoce hispida* Linn., *Guettarda speciosa* Linn. and some cytomorphological considerations. *Proceed. Indian Acad. Sci., Sect. B*, 14, 4. — R a m a m S. S. (1954). Gametogenesis and fertilisation of *Stephygyne parviflora*. *Agra Univ. J. Res.*, 3, 2. — S c h n a r f K. (1929). Embryologie der Angiospermen. — S c h n a r f K. (1931). Vergleichende Embryologie der Angiospermen. — S h i v a r a m i a h G. (1971). A contribution to the embryology of *Anotis wightiana* Wall. *Curr. Sci. (India)*, 40, 22. — S h i v a r a m i a h G., R. C. D u t t. (1964). A contribution to the embryology of *Rondeletia amoena*. *Curr. Sci. (India)*, 33, 9. — S h i v a r a m i a h G., P. S. G a n a p a t h y. (1961). A contribution to the embryology of *Knoxia corymbosa* Willd. *Curr. Sci., (India)*, 30, 5. — S h i v a r a m i a h G., R. S. S u n d a r a. (1973). A contribution to the embryology of *Oldenlandia umbellata* Linn. *Proceed. Indian Acad. Sci. Sect. B*, 77, 1. — S i d d i q u i S. A., S. B. S i d d i q u i. (1968a). Studies in the *Rubiaceae*. I. A contribution to the embryology of *Oldenlandia dichotoma* Hook. f. *Beitr. Biol. Pflanzen*, 44, 3. — S i d d i q u i S. A., S. B. S i d d i q u i. (1968b). Studies in the *Rubiaceae*. II. A contribution to the embryology of *Borreria stricta* Linn. *Beitr. Biol. Pflanzen*, 44, 3. — S u n d a r a R. S., G. S h i v a r a m i a h, N. S a n t h y a n d a. (1975). Embryological studies in *Richardia scabra* Linn. *Curr. Sci. (India)*, 44, 4. — V e n k a t e s w a r l u J., R. R a j e s w a r a. (1958). A contribution to the life history of *Rubia cordifolia* Linn. *J. Indian Bot. Soc.*, 37, 4. — V e r d c o u r t B. (1958). Remarks on the classification of the *Rubiaceae*. *Bull. Jard. bot. Bruxelles*, 28, 3. — W u n d e r l i c h R. (1971). Die systematische Stellung von *Theligonum*. *Österr. bot. Zeitschr.*, 119, 4—5.

Калининградский
государственный университет.

Получено 3 XI 1975.

УДК 581.4 : 582.669.2

Е. И. Демьянова, Н. В. Покатаева

НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ О ГИНОДИЭЦИИ У *DIANTHUS ACICULARIS* FISCH. (*CARYOPHYLLACEAE*)

Е. И. Д Е М Я Н О В А, Н. В. П О К А Т А Е В А. SOME FACTS OF GYNODIOECY IN *DIANTHUS ACICULARIS* FISCH. (*CARYOPHYLLACEAE*)

Изучена гинодиэция (женская двудомность) у *Dianthus acicularis* в условиях коллекционного участка Троицкого заповедника (Челябинская обл.). У обоеполой и женской форм были исследованы фенология, стадия и суточные ритмы цветения, морфология и размеры цветков, фертильность пыльцы, а также возможность апомиксиса и самоопыления, завязывание семян при свободном опылении и искусственном скрещивании. Изучены мейоз и микроспорогенез в цветках обоих половых типов. В цветках женской формы зафиксированы массовые нарушения, приводящие в конечном итоге к полной стерильности пыльцы. Наиболее распространенным нарушением является цитомиксис, характерный для ранней профазы и отмеченный только в женских цветках. В обоеполых цветках процессы мейоза и микроспорогенеза обычно не обнаруживают отклонений от нормы.

Гинодиэция открыта и изучена в 1877 г. Ч. Дарвином (1948). Это явление заключается в наличии у одного и того же вида двух разных половых форм: крупноцветковой обоеполой и мелкоцветковой женской с редуцированными тычинками. У всех гинодиэтических видов наряду с гермафродитными и женскими формами встречаются особи переходного типа, имеющие тычинки на различных стадиях редукции. По мнению Дарвина, это указывает на происхождение женских форм от гермафродитных путем редукции андроея. Согласно В. А. Крупнову (1973), гинодиэцию следует рассматривать как особый тип мужской стерильности. В ее формировании большую роль сыграл естественный отбор, поскольку женские особи имели преимущества перед обоеполыми. Таким преимуществом является большая плодовитость женских форм в сравнении с обоеполыми, что было отмечено еще Дарвином. Гинодиэция довольно широко распространена во многих семействах (Хохлов, 1968); к числу их принадлежит *Caryophyllaceae*, в частности род *Dianthus* (Knuth, 1899). В отечественной литературе гинодиэция в этом роде не отмечена.

Данная статья посвящена экологии опыления и цитозэмбриологии (микроспорогенезу) у *Dianthus acicularis* Fisch. Гинодиэция у этого вида обнаружена впервые А. Н. Пономаревым и Е. И. Демьяновой (1975а). У обоеполой и женской форм мы изучали фенологию, стадии и суточные ритмы цветения, морфологию и размеры цветков, фертильность пыльцы, а также возможность апомиксиса и самоопыления, завязывание семян при свободном опылении и искусственном скрещивании. В антропоэкологических наблюдениях мы пользовались методикой Пономарева (1960). Фертильность пыльцы определяли ацетокарминовым методом — раздельно для 50 обоеполых растений в начале цветения вида и для 25 — в конце цветения. При обработке данных по семенной продуктивности использовали биометрические методы, предложенные П. Ф. Лакиным (1973) и И. В. Вайнагиным (1973, 1974). Цитозэмбриологическое изучение проводилось по общепринятой методике. Материал фиксировали в смеси Чемберлена. Толщина микротомных срезов 10—12 мкм. Препараты окрашивали гематоксилином по Гейденгайну и реактивом Шиффа. Рисунки сделаны с помощью микроскопа МБИ-3 и рисовального аппарата РА-4 на уровне стола. Наблюдения проведены в Троицком заповеднике (Челябинская обл.) в 1972—1974 гг.

Экология опыления

Dianthus acicularis — скально-степной ксерофит. Это реликтовый эндем Урала и прилегающих к нему территорий. Подлежит охране как редкий и исчезающий вид и рекомендован для культуры в ботанических садах. В Троицком заповеднике не встречается, но в обилии произрастает в 16 км от него на скалах по берегам р. Уй.

Наблюдения проведены на коллекционном участке, куда растения были пересажены с естественных местообитаний. *D. acicularis* образует плотную дерновинку. Цветки у него одиночные, крупные, душистые, белые с бахромчато-надрезанными на линейные доли лепестками. Растение рекомендуется для культуры как декоративное благодаря приятному запаху крупных белых цветков, густым подушечковидным дерновинкам, обильному и продолжительному цветению (до 2,5 месяцев). Его можно использовать при устройстве каменистых гор.

Гинодиэция у такого вида хорошо выражена, но часто сочетается с гиномоноэцией. В последнем случае обоеполые и женские цветки встречаются на одном и том же растении. Из 70 особей, произрастающих на коллекционном участке, 50 оказались обоеполыми, 13 — женскими и 7 гиномоноэтическими. Цветение в период исследования (1972—1974 гг.) происходило с конца мая до начала сентября. Разгар цветения был с середины июня до середины июля.

Цветки обеих половых форм распускались с 16 до 22 час., причем максимум приходился на 18 час. (рис. 1). Аромат цветков усиливается

к вечеру. Белые цветки ее хорошо видны ночью. Они опыляются вечерними и ночными бабочками — винным бражником *Pergesa elpenor* из сем. *Sphingidae* и совками из сем. *Noctuidae*.

Обоеполые и женские цветки *D. acicularis* различаются по размерам (рис. 2, а, б). Были определены размеры у 50 обоеполых и 50 женских цветков (табл. 1). Таким образом, показаны достоверные различия в размерах всех частей обоеполых и женских цветков. По всем измеряемым параметрам $t > 3$.

У обоеполых цветков число лепестков постоянное, всегда равно 5, а у женских их может быть 4 или 5. Пестики обоеполых и женских цветков по размерам различаются слабо; разница между длиной столбика и рылец у обоеполых и женских цветков незначительна. Однако сосочковая воспринимающая поверхность рыльца женских цветков развита значительно сильнее (рис. 3). Кроме того, у женских цветков несколько раз были отмечены трехстолбчатые рыльца. Между женскими и обоеполыми цветками имеются отличия и в форме завязи: у первых ее верхушка заостренная, у вторых более плоская.

Иногда у обоеполых особей *D. acicularis* встречаются переходные цветки. Они отмечены только на обоеполых особях. Тычинки у них в разной степени редуцированы. Рыльца появляются после выдвижения нормально развитых тычинок, число которых варьирует от 2 до 7. Остальные тычинки редуцированы. Эти цветки по размерам занимают промежуточное положение между женскими и обоеполыми, приближаясь к последним.

У обоеполых цветков резко выражена протерандрия. При их распускании сначала появляются 5 тычинок наружного круга, затем 5 тычинок внутреннего круга. Появление тычинок наружного круга также происходит одновременно: сначала появляются 2 тычинки наружного круга, через сутки пыльники этих тычинок вскрываются и появляются следующие 3 тычинки. На третьи сутки к вечеру выдвигаются последние 5 тычинок. Утром на четвертые сутки все пыльники опорожнены и сморщены, а к вечеру в глубине венчика уже видны столбики с рыльцами. С этого времени начинается пестичная фаза. На 5-е сутки цветения вильчатое рыльце возвышается над цветком на 3 мм. Еще через сутки лопасти рылец начинают загибаться наружу и экспонируются на высоту 7—8 мм. На 7-е сутки рыльца возвышаются над цветком на 10 мм, а лопасти их сильно закручиваются, так что иногда они соприкасаются друг с другом.

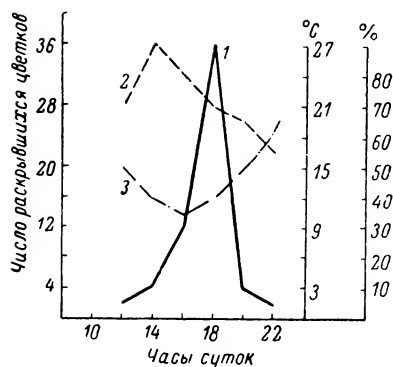


Рис. 1. Суточный ритм распускания обоеполых цветков *Dianthus acicularis* 17 VI 1974.

1 — число раскрывшихся цветков, 2 — температура воздуха, 3 — относительная влажность воздуха.

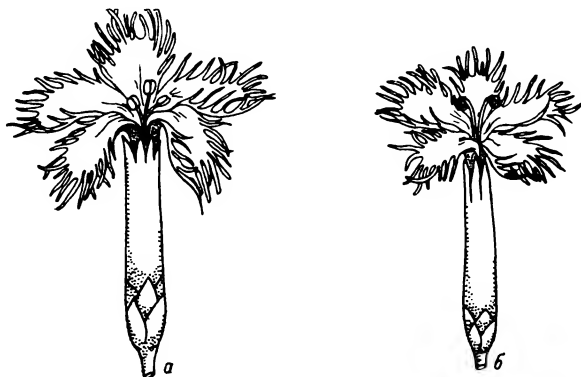


Рис. 2. Обоеполый (а) и женский (б) цветки *Dianthus acicularis*.



Рис. 3. Сосочковая поверхность рылец у обоеполого (а) и женского (б) цветков *Dianthus acicularis*.

Через 8 суток после распускания цветка рыльца начинают подсыхать при еще свежем околоцветнике, а еще через сутки цветок увядает. Общая продолжительность цветения обоеполых цветков летом 1973 года

ТАБЛИЦА 1

Данные измерений 50 обоеполых и 50 женских цветков *Dianthus acicularis*

Признак	Пол	Пределы варьирования размеров, мм	$M \pm m$	σ	c	t
Диаметр венчика	♂	27—39	32.04 ± 0.8	3.2	9.98	11.7
	♀	19—25	22.38 ± 0.2	1.53	6.88	
Длина чашечки	♂	22—25	23.51 ± 0.1	0.7	2.9	13.6
	♀	20.5—23	21.68 ± 0.093	0.65	3.0	
Длина ноготка	♂	21—25	22.6 ± 0.117	0.82	3.6	15.6
	♀	17—21	19.32 ± 0.17	1.19	6.2	
Длина отгиба	♂	14—20	16.08 ± 0.18	1.25	7.7	15.5
	♀	10—14	11.44 ± 0.34	1.43	12.5	
Высота завязи	♂	7—11	9.05 ± 0.164	1.15	12.7	4.7
	♀	7—10	8.17 ± 0.97	0.68	8.3	
Длина столбика и рыльца	♂	17—27	22.8 ± 0.427	2.67	11.3	3.06
	♀	17—25	21.26 ± 0.31	2.2	10.3	

в зависимости от погоды равнялась 6—10 суткам, а длительность тычиночной фазы — от 3 до 6 суток. В жаркую погоду срок жизни обоеполых цветков сокращается. В жаркие дни 1974 г. тычиночная фаза у них длилась 1—2 суток, а пестичная — 2—3 суток. Последняя всегда более продолжительная, нежели первая.

У женских цветков цветение начинается сразу с рыльцевой фазы. Уже в 1-й день распускания цветков рыльца возвышаются над венчиком на 7 мм, а в последующие дни — на 11. На 2—5-е сутки цветения лопасти рылец начинают сильно закручиваться, при этом сосочковая поверхность их значительно увеличивается. Общая длительность цветения женских цветков летом 1973 г. составляла 2—8 суток, летом 1974 — 1—6 суток,

чаще — 2. Таким образом, летом 1974 г. продолжительность жизни как обоеполюх, так и женских цветков сократилась в 2 раза, видимо, в связи с более благоприятной для опыления погодой. При холодной пасмурной погоде женские цветки цвели 12—14 суток.

При искусственном опылении женских цветков, находящихся под изолятором, они увядали уже на следующий день. То же самое происходило при искусственном опылении обоеполюх цветков, вступивших в пестичную фазу. Из этого следует, что длительность жизни женских цветков и рыльцевой фазы обоеполюх цветков зависит прежде всего от наличия или отсутствия опыления.

Фертильность пыльцы у обоеполюх особей *D. acicularis* оказалась довольно высокой. В 1973 г. у группы из 25 особей она составила в среднем 78.4%. Летом 1974 г. в начале цветения вида среди исследованной группы в 50 экземпляров преобладали особи (43 из 50 или 86%) с высокой фертильностью пыльцы — 93—77%, а в конце цветения с более низкой фертильностью — 74—55% (у 18 из 35 особей) (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Варьирование фертильности пыльцы (в %) у обоеполюх цветков *Dianthus acicularis*

Фертильность пыльцы	100—90	89—80	79—70	69—60	59—50	49—40	39—30	29—20	19—10	9—0
В начале цветения (средние данные для 50 растений)										
Число растений с данной фер- тильностью пыль- цы	20	18	5	2	1	2	1	0	1	0
Средняя фертиль- ность пыльцы в группе	92.4	87.7	76.8	63.3	56.0	48.2	34.0	0	13.0	0
В конце цветения (средние данные для 35 растений)										
Число растений с данной фер- тильностью пыль- цы	4	4	6	6	6	2	3	3	1	0
Средняя фертиль- ность пыльцы в группе	94.0	84.7	73.9	64.6	55.3	43.5	32.0	25.7	14.0	0

Из табл. 2 следует, что обоеполюе цветки *D. acicularis* далеко не равноценные, поскольку они характеризуются разной степенью стерильности пыльцы. В этом отношении у нее отмечены следующие формы цветков.

1. Обоеполюе с нормальными тычинками, продуцирующими обильную пыльцу. Ее фертильность — 88—93%.

2. Переходные цветки с разной степенью редукции тычинок. Нормально развитые тычинки содержат пыльцу, фертильность которой 13—93%, тогда как редуцированные тычинки имеют полностью стерильную пыльцу или же пыльцевые зерна у них совсем не сформированы.

3. Женские цветки гиномоноэичных особей с менее редуцированными тычинками и пыльниками, однако пыльцевые зерна в них стерильные.

4. Женские цветки женских особей с сильно редуцированными тычинками без сформированных пыльцевых зерен.

Значительное варьирование фертильности пыльцы разных особей обусловлено в данном случае половым полиморфизмом. Как указывает Г. Э. Гроссет (1974), он широко распространен в тех семействах, для которых характерна гинодизия.

Большой интерес представляет вопрос о семенной продуктивности обоеполюх и женских особей. Со времени распускания обоеполюх цветков до созревания семян в коробочках проходит 20—30 дней, а у женских —

25—30. На протяжении двух лет у *D. acicularis* мы определяли семенную продуктивность при свободном цветении у 100 коробочек женских особей и у 100 — обоеполюх. Проведена биометрическая обработка данных. Число семян в отдельной коробочке варьирует довольно значительно. На каждую коробочку у обоеполюх особей в 1973 г. приходилось в среднем 46.7 ± 1.58 семян, в 1974 г. — 53.8 ± 1.9 , а у женских особей — соответственно 32.98 ± 2.09 и 30.8 ± 1.75 . Таким образом, двухлетние наблюдения показали, что обоеполюе цветки гвоздики иглолистной продуктивнее женских. Казалось бы, этот результат противоречит утверждению Дарвина, что женская форма является гораздо более плодовой, чем гермафродитная. В связи с этим было проведено более детальное изучение семенной продуктивности. Семенная продуктивность зависит по крайней мере от трех причин — потенциальной семенной продуктивности (числа семязачек в завязи), стерильности части семязачек и интенсивности посещения насекомых (у энтомофильных видов). Было подсчитано число семязачек в завязях 50 обоеполюх и 50 женских цветков. Оказалось, что число семязачек в завязях женских цветков в среднем составляет 95, а в обоеполюх — 84 (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

Потенциальная семенная продуктивность обоеполюх и женских цветков
Dianthus acicularis

Тип цветков	Число завязей	Пределы варьирования числа семязачек в завязи	Среднее число семязачек $M \pm m$	σ	s	t
Обоеполюе	50	62—108	84.20 ± 1.42	10.97	13.02	4.57
Женские	50	76—121	95.40 ± 1.99	14.11	15.83	

Таким образом, потенциальная семенная продуктивность выше у женских цветков, а реальная — у обоеполюх. Одной из возможных причин различия потенциальной и реальной семенной продуктивности может быть недостаточное опыление завязей, имеющих столь большое число семязачек. Для выяснения этого вопроса пыльца была дополнительно нанесена на рыльце той и другой форм (вариант избыточного опыления). Оказалось, что в таких условиях средняя продуктивность обоеполюх цветков равна 54.4 семян на коробочку, а у женских — 54.3. Таким образом, различия в семенной продуктивности обоеполюх и женских цветков при избыточном опылении не обнаружено. По-видимому, женские особи гвоздики иглолистной на коллекционных участках Троицкого заповедника посещаются насекомыми реже, чем обоеполюе, и часть их семязачек остается неоплодотворенной. Это, по-видимому, связано с меньшей нектаропродуктивностью женских цветков в сравнении с обоеполюми, что отмечено и у других гинодиэичных видов (Пономарев, Демьянова, 1975б). Для окончательного решения этого вопроса нужны дополнительные опыты с растениями, произрастающими в природных местообитаниях, и специальные цитозембриологические исследования.

У обоеполюх цветков *D. acicularis* возможно самоопыление. Наличие его подтверждается опытами по изоляции отдельных обоеполюх особей. Из 109 изолированных обоеполюх цветков у 78 образовались коробочки, что составляет 71.6% плодоцветения (Работнов, 1960). Был подсчитан и коэффициент завязывания семян (Вайнагий, 1974), показывающий процент семязачек, образующих семена. Он оказался равным 9.2%. Образование семян под изолятором происходит в результате соприкосновения рылец с пыльниками, еще не полностью утратившими пыльцу. В условиях изоляции (как сказано выше) все фазы развития цветка удлиняются и диогамия в таких случаях выражена менее отчетливо. Гейтоногамия у гвоздики иглолистной при изоляции сомнительна. В изолированных от посещения насекомых женских цветках не образовались семена, что свидетельствует об отсутствии апомиксиса у этого вида.

Микроспорогенез в обоеполых и женских цветках *Dianthus acicularis*

Литературные данные о цитоэмбриологии *D. acicularis* отсутствуют. Между тем такие исследования помогли бы определить, на каких стадиях мейоза и микроспорогенеза происходят нарушения, приводящие к полной стерильности пыльцы у женских форм и к частичной — у обоеполых. Важным является также вопрос о происхождении функционально женских цветков при гинодиэции.

У обоеполых форм к началу профазы стенки пыльника сформированы и дифференцированы. В это время они состоят из эпидермы, эндотеция, двух средних слоев и тапетума. Последний секреторного типа, обычно 2-ядерный, реже 1-ядерный (рис. 4, 1).

В стадии профазы не обнаружены отклонения от нормы (рис. 4, 1—2). В диакинезе хорошо видны биваленты (рис. 4, 3), подсчет которых затруднен из-за их большого числа ($2n=90$) (Хромосомные числа цветковых растений, 1969). Метафаза I обычно также протекает нормально (рис. 4, 4a). Как исключение, здесь было зафиксировано нарушение — «забегание» хромосом (рис. 4, 4б). В анафазе I обнаружены как правильное течение мейоза (рис. 4, 5), так и различные нарушения — выброс хромосом из веретена деления (рис. 4, 6б), отставание и «забегание» их в этой стадии (рис. 4, 6a). Следует, однако, заметить, что такие нарушения не носят регулярного характера, они встречаются сравнительно редко. Телофаза I обычно проходит нормально, но иногда и в этих клетках обнаруживаются выброшенные из веретена деления хромосомы (рис. 4, 7б). В профазе II отклонений от нормы не обнаружено. Метафаза II может протекать как нормально (рис. 4, 8), так и с нарушениями (рис. 4, 9a, б). Последние заключаются в выбросе хроматинового вещества из веретена деления. Такие же выброшенные хромосомы отмечены в анафазе II (рис. 4, 10б) и в телофазе II (рис. 4, 11б). В большинстве же случаев «лишних» хромосом не обнаружено. При формировании тетрад симультанного типа отклонений от нормы не зафиксировано (рис. 4, 12). Расположение их тетраэдрическое или изобилатеральное.

После распада тетрад микроспоры округляются и увеличиваются в размерах (рис. 4, 13a). В этой стадии обнаружены микроспоры как обычного строения с одним ядром, сдвинутым к оболочке, и центральной большой вакуолью, так и аномального типа, имеющие по несколько микроядер (рис. 4, 13б). Ко времени обособления микроспор начинается разрушение тапетума.

На стадии 1-ядерной и 2-ядерной пыльцы хорошо заметна сравнительно толстая экзина. В это время тапетум полностью разрушается, а эндотеций и эпидерма продолжают развиваться. Зрелая пыльца гвоздики 3-ядерная, округлая, многопоровая (рис. 4, 14). Стерильная пыльца мелкая, часто неправильной формы с отмирающим ядром (рис. 4, 15). Таким образом, микроспорогенез в обоеполых цветках осуществляется в основном в пределах нормы. Отмеченные нарушения не носят массового характера.

В женских цветках мейоз и микроспорогенез протекают со значительными отклонениями, обнаруживающимися уже на ранних стадиях. К началу профазы стенки пыльника полностью дифференцированы и по внешнему виду не отличаются от соответствующей структуры обоеполых цветков. Стенка пыльника также 5-слойная. Однако микроспороциты несколько меньшего размера, чем у обоеполой формы. Здесь уже профазы I в редких случаях протекает нормально. Как правило, в этой фазе можно наблюдать много картин экстрезии и цитомиксиса. Экстрезия (выбрасывание ядерного вещества в цитоплазму) приводит к формированию микроядер, впоследствии разрушающихся (рис. 5, 1). Под цитомиксисом, следуя И. Д. Романову и И. Н. Орловой (1971), мы понимаем процесс перемещения некоторого количества цитоплазмы вместе с ядром или его частью в соседнюю клетку. Иногда ядерный материал переходит полностью

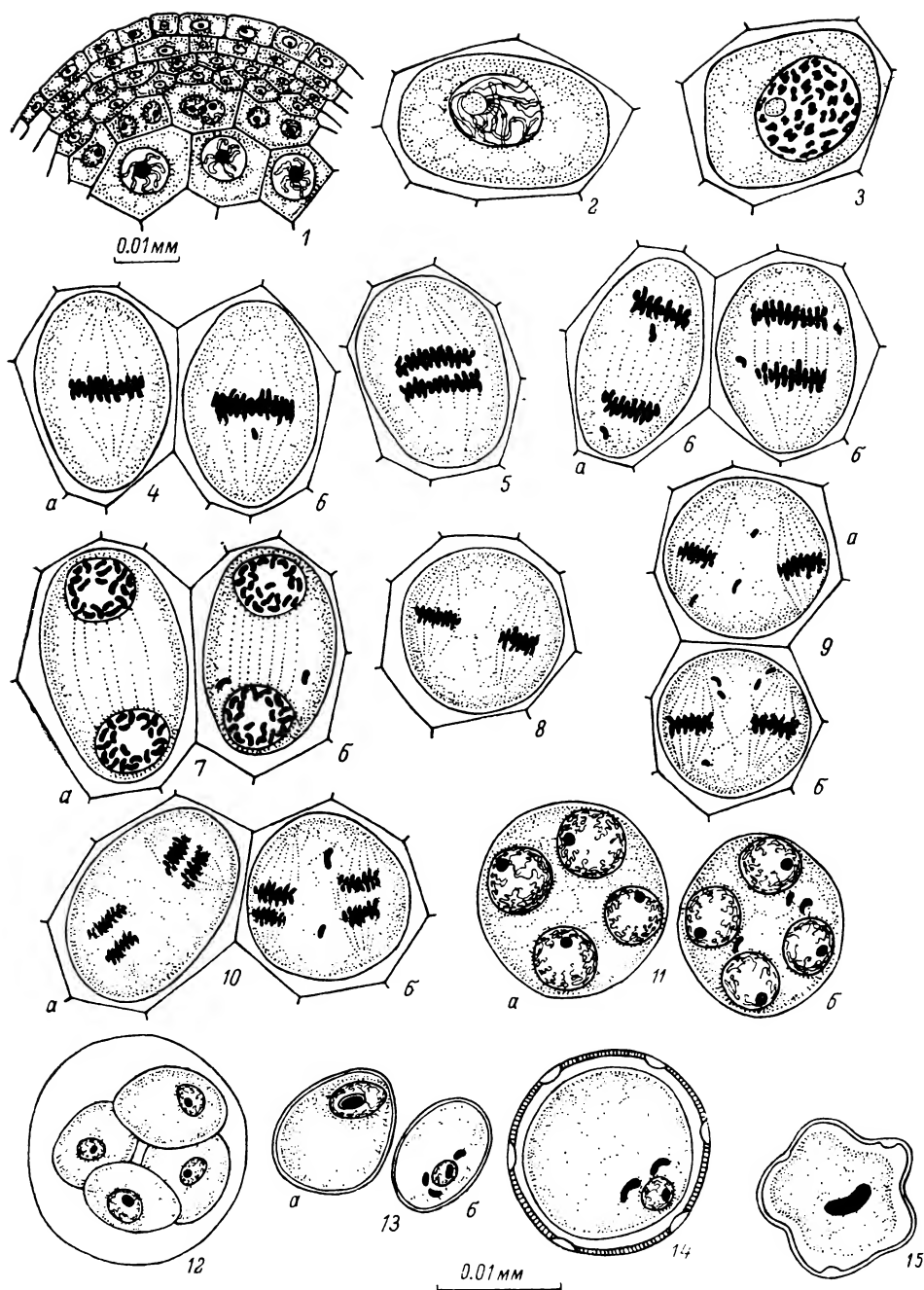


Рис. 4. Мейоз и микроспорогенез у обоеполой формы *Dianthus acicularis*.

1 — строение стенки пыльника на стадии лептотены; 2 — зиготена; 3 — диакинез; 4 — метафаза I: а — в норме, б — с нарушениями; 5 — анафаза I, норма; 6 — анафаза I с нарушениями: а — отставание и «забегание» хромосом, б — выбросы хромосом; 7 — телофаза I: а — в норме, б — отставание и выбросы хромосом; 8 — метафаза II в норме; 9 — метафаза II с нарушениями; 10 — анафаза II: а — в норме, б — с нарушениями; 11 — поздняя телофаза II: а — в норме, б — с нарушениями; 12 — симультанное образование микроспор; 13 — обособившиеся микроспоры: а — норма, б — с микроядрами; 14 — трехклеточная пыльца; 15 — стерильная пыльца.

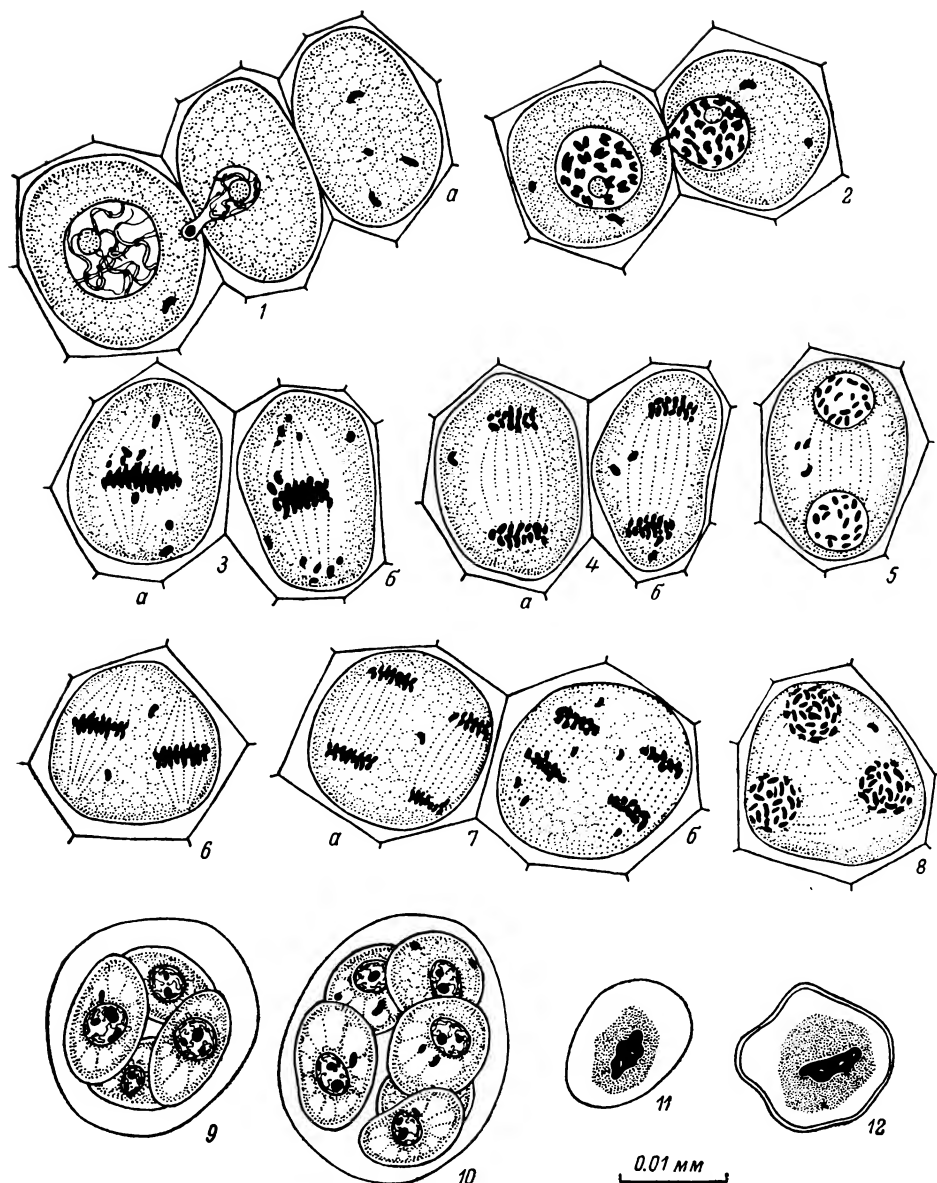


Рис. 5. Нарушения мейоза и микроспорогенеза у женской формы *Dianthus acicularis*.

1 — цитомиксис в стадии зиготены: а — безъядерная клетка; 2 — цитомиксис на стадии диакинеза; 3 а, б — метафаза I: «забегание» и выбросы хромосом; 4, а, б — анафаза I: выбросы хромосом и отставание хромосом (б); 5 — телофаза I: выбросы и отставание хромосом; 6 — метафаза II, выбросы хромосом; 7, а, б — анафаза II, выбросы и неравномерное расхождение хромосом к полюсам; 8 — телофаза II, выброс хромосом; 9 — тетрады с микроядрами; 10 — полиады (гексады) с микроядрами; 11 — дегенерация микроспоры; 12 — дегенерация одноядерной пыльцы.

из одной клетки в другую. В результате отдельные клетки оказываются безъядерными, или в их цитоплазме обнаруживаются лишь отдельные скопления хроматина (рис. 5, 1а). Общее число клеток, затронутых в профазе I цитомиксисом, составило 17.4%. Цитомиксис наблюдали в зиготене (рис. 5, 1а), диплотене и в поздней профазе — во время диакинеза (рис. 5, 2). Картина цитомиксиса в тапетальных клетках мы не обнаружили. Серьезные нарушения в профазе I накладывают отпечаток на весь дальнейший ход мейоза. Метафаза I и ранняя анафаза I характеризуются тем, что не все хромосомы выстраиваются на экваторе, часть из них впоследствии оказывается вне веретена деления (рис. 5, 3а, б). В анафазе I также наблюдается много нарушений. При этом зарегистрированы выбросы хромосом

за пределы веретена деления и отставания хромосом (рис. 5, 4а, б). Часть этих хромосом остается за пределами веретена деления в течение телофазы I и на более поздних стадиях (рис. 5, 5). По-видимому, все это — последствия нарушений на более ранних стадиях.

Во время второго деления мейоза нарушения отмечены на всех стадиях. В метафазе II зарегистрированы выбросы хромосом из веретена деления (рис. 5, 6). Подобные нарушения характерны и для анафазы II (рис. 5, 7а, б). Последствия нарушений на ранних стадиях обнаружены и в телофазе II (рис. 5, 8).

Дегенерация тапетума у женских форм отмечается при образовании тетрад, т. е. раньше, чем у обоеполюх. Она заключается в разрушении ядер и появлении добавочных микроядер в клетках тапетума. Тетрады в редких случаях имеют обычное строение, как правило, они аномальные. В их ядрах содержатся добавочные микроядра (рис. 5, 9), нередко ядра совсем отсутствуют или вместо тетрад развиваются гексады (рис. 5, 10). Возможно, что причиной образования этих полиад является миграция хромосом при цитомиксисе. В случае нарушений мейоза хроматиновое вещество представлено многочисленными гранулами, интенсивно красящимися по Фельгену и Гейденгайну. Вышедшие из тетрад и полиад микроспоры полностью дегенерируют (рис. 5, 11). У небольшой части микроспороцитов дегенерация наступает позже — на стадии 1-ядерной пыльцы (рис. 5, 12) и еще реже — на стадии 2-ядерной. В этих случаях пыльцевые зерна смятые, неправильной формы, с признаками дегенерации ядра, принимающего пикнотическую форму. Цитоплазма в таких клетках отстает от стенок и сжимается. К этому времени тапетум полностью разрушается, от него остаются лишь следы. В пыльниках раскрывающихся женских цветков совершенно не удается обнаружить никаких признаков сформированных пыльцевых зерен. Все содержимое пыльников представлено однородной темной массой, интенсивно красящейся по Гейденгайну. Таким образом, признаки стерилизации пыльцы у женских форм обнаруживаются еще с профазы мейоза. Этот процесс завершается полной стерильностью на стадии микроспор. У немногих микроспороцитов стерилизация наступает на 1—2-ядерной стадии развития пыльцы.

Обсуждение

Как видно из вышеизложенного, функционально женские цветки первоначально закладываются как обоеполые. Перед началом мейоза они в сущности ничем не отличаются от обоеполюх. Однако уже на ранних стадиях мейоза и микроспорогенеза у них отмечается целый ряд серьезных нарушений, приводящих в конечном итоге к полной стерильности пыльцы. Наиболее распространенным нарушением является цитомиксис, характерный для ранней стадии профазы. Не существует единого мнения об этом явлении (Магешвари, 1954; Миляева, 1965; Ключарева, 1970; Романов, Орлова, 1971; Косова, 1973; Попова, Сливкова, 1974; Шнайдер, 1975, и др.). Одни авторы полагают, что цитомиксис следует рассматривать как артефакт, другие считают его патологическим явлением. Мы придерживаемся последней точки зрения. Цитомиксис нами отмечен только у женских форм (при одинаковой фиксации и методике обработки при исследовании образцов той и другой половой формы). По-видимому, это один из механизмов, обуславливающих стерилизацию пыльцы женских форм при гинодиэзии. Цитомиксис у гинодиэтических видов наблюдали Линнерт (Linnert, 1955) в роде *Salvia* и В. А. Верещагина и Л. И. Маланина (1974) у *Organum vulgare*.

Следует отметить, что небольшое число микроспороцитов развивается без особых отклонений от нормы. Однако на стадии 1- или 2-ядерной пыльцы в таких клетках наступает ее полная дегенерация.

Цитозмбриологические данные, полученные при изучении гинодиэтического вида *D. acicularis*, свидетельствуют о вторичном характере гинодиэзии и о ее происхождении из обоеполюх форм. На это указывал еще Дарвин в 1877 г.

ЛИТЕРАТУРА

- Вайнагий И. В. (1973). Методика статистической обработки материала по семенной продуктивности растений на примере *Potentilla aurea* L. Растит. ресурсы, 9, 2. — Вайнагий И. В. (1974). О методике изучения семенной продуктивности растений. Бот. ж., 59, 6. — Вещягина В. А., Л. И. Маланина. (1974). О гинодиэции душицы обыкновенной (*Origanum vulgare* L.). Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 6. — Гроссет Г. Э. (1974). Модификационная изменчивость *Seseli peucedanoides* (Vieb.) K.-Pol. и половой диморфизм растений этого типа и *Heraclaeum sibiricum* L. Бюлл. МОИП, отд. биол., LXXIX, 6. — Дарвин Ч. (1948). Различные формы цветков у растений одного и того же вида. Собр. соч., 7. — Ключарева М. В. (1970). Экструзия и цитомиксис в материнских клетках пыльцы ячменя. Ж. общ. биол., 31, 5. — Косова А. И. (1973). Цитомиксис в микроспороцитах растений репчатого лука и томатов. Изв. АН Молд. ССР, сер. биол. и хим. наук, 5. — Крупнов В. А. (1973). Генная и цитоплазматическая мужская стерильность у растений. — Лакин П. Ф. (1973). Биометрия. — Магешвари П. (1954). Эмбриология покрытосеменных. — Милеева Э. Л. (1965). К вопросу о цитомиксисе в процессе микроспорогенеза. Бюлл. Гл. бот. сада АН СССР, 59. — Пономарев А. Н. (1960). Изучение цветения и опыления растений. Полевая геоботаника, 2. — Пономарев А. Н., Е. И. Демьянова (1975a). К изучению гинодиэции у растений. Бот. ж., 60, 1. — Пономарев А. Н., Е. И. Демьянова. (1975b). Выделение нектара в обоеполюх и женских цветках гинодиэчных растений. Научн. докл. высш. школы. Биол. науки, 9. — Попова И. С., О. И. Сливкова. (1974). Цитомиксис в популяциях тетраплоидной ржи. Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол. наук, 3, 15. — Работнов Т. А. (1960). Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах. Полевая геоботаника, 2. — Романов И. Д., И. Н. Орлова. (1971). Цитомиксис и его последствия в микроспороцитах *Triticale*. Генетика, 7, 12. — Хохлов С. С. (1968). Происхождение гинодиэчных видов в свете исследований эволюции цветка при апомиксисе. В кн.: Апомиксис и цитозембриология растений. Саратов. — Хромосомные числа цветковых растений (1969). Под ред. Ан. А. Федорова. — Шнайдер Т. (1975). К вопросу о цитомиксисе у растений. Изв. АН ЭстССР, 24, Биология, 3. — Knuth P. (1899). *Dianthus* L. In: *Handbuch der Blütenbiologie*, Bd. II, T. 1. — Linert G. (1955). Cytologische Grundlagen für Sterilitätserscheinungen in der Gattung *Salvia*. Züchter, 25, 7—9.

Пермский государственный
университет им. М. Горького.

Получено 26 V 1976.

УДК 581.14 : 665.347.4

Е. Г. Шоферистова, В. Д. Работягов, В. И. Машанов ОРГАНОГЕНЕЗ И БИОЛОГИЯ ЦВЕТЕНИЯ ЛАВАНДЫ И ЛАВАНДИНА

E. G. SHOFERISTOVA, V. D. RABOTYAGOV, V. I. MASHANOV.
ORGANOGENESIS AND FLOWERING BIOLOGY OF LAVENDER AND LAVANDINE

При изучении формирования генеративных органов у лаванды узколистной, л. широколистной и лавандина выделено 8 стадий развития. Исследуемые виды лаванды различаются по календарным срокам и продолжительности прохождения фаз развития и биологии цветения.

Лавандин характеризуется промежуточными между родительскими видами лаванды сроками прохождения стадий развития репродуктивных органов и цветения.

Установленные особенности биологии цветения у лаванды узколистной и л. широколистной необходимы при проведении селекционно-генетических работ.

Изучением биологии цветения и плодоношения лаванды узколистной занимались П. А. Нестеренко (1939), Ван Вэнь-чжун, Чэнь Эр-жуй (1965), В. Стайков, Б. Чингова (1968), М. В. Буюкли (1969, 1971). Они касались в основном сроков уборки соцветий у некоторых сортов лаванды узколистной для получения максимального количества эфирного масла. Сведений же по органогенезу и биологии цветения лаванды широколистной и лавандина в доступной нам литературе нет. Освещение этих вопросов необходимо при проведении селекционно-генетических работ.

Изучение органогенеза и биологии цветения мы проводили у лаванды узколистной (*Lavandula angustifolia* Mill.) сорта Рекорд, л. широколистной



Рис. 1. Развитие вегетативно-генеративных побегов и соцветий.

Вегетативные побеги в год, предшествующий цветению: а — лаванды узколистной, б — л. широколистной, в — лавандина; г—з — побеги и соцветия лаванды узколистной в год цветения.

(*L. latifolia* Medic.) и их гибрида F_1 — лавандина № 21 в 1963—1971 гг. в коллекционных насаждениях отдела технических растений Государственного Никитского ботанического сада. Видовые названия лаванды приведены согласно классификации Тутина (Tutin et al., 1972).

Формирование генеративных почек, продолжительность основных фаз развития цветка исследовали начиная с момента образования почек и заканчивая созреванием семян. После обрезки растений в летне-осенне-зимний периоды почки анализировали дважды в неделю, а с момента заложения генеративных органов — не реже, чем через 2—3 дня. Фазы развития цветка определяли путем просмотра и линейного измерения цветков по календарным срокам с помощью микроскопа МБС-1 при увеличении 8×2 . Фотографии цветков сделаны микрофотонасадкой МФН-2.

При изучении развития генеративной ткани пыльника брали центральные цветки вторых снизу мутовок соцветия. Материал фиксировали по Карнуа (6 : 3 : 1) и Навашину (10 : 4 : 1). Для установления стадий развития пыльника препараты окрашивали гематоксилином по Гейденгайну и 4%-м ацето-железо-гематоксилином.

Измерение размеров (мм) чашечки, венчика и пестика проводили начиная со стадий образования апексов тычинок и до завядания венчика.

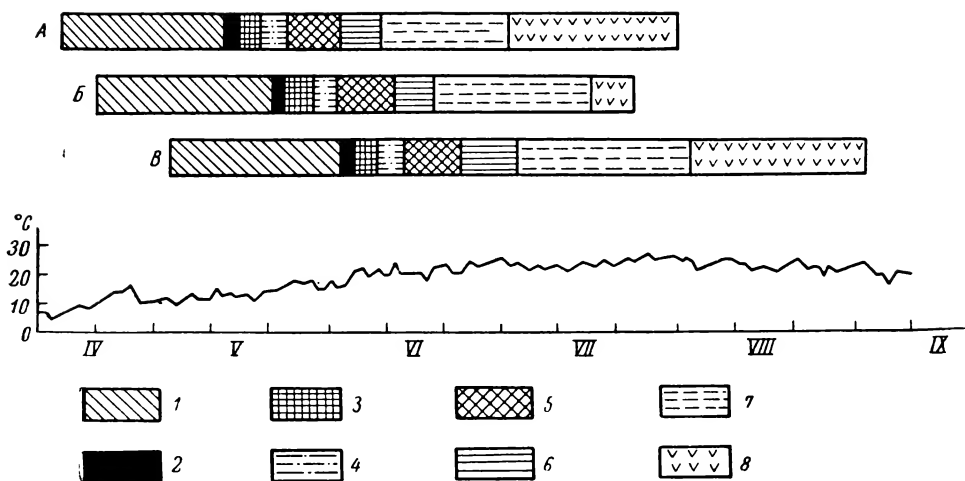


Рис. 2. Формирование генеративных органов лаванды узколистной (А), л. широколистной (Б) и лавандина (В) (1963—1965 гг.).

Стадии формирования генеративных органов: 1 — образование апекса соцветия, 2 — удлинение соцветия, 3 — дифференциация мутовок соцветия, 4 — органогенез цветка, 5 — образование пыльника и семязпочки, 6 — формирование гаметофитов, 7 — цветение и оплодотворение, 8 — развитие плода и семени.

Период цветения отдельного цветка, соцветия и растения в условиях изоляции, а также в естественном состоянии определяли начиная с момента раскрытия цветка и до начала увядания венчика. Работу проводили в полевых условиях методом подсчетов. Число распускающихся и отцветающих цветков подсчитывали ежедневно с 5 час. утра и до 20 час. с интервалом в 2 часа. При наблюдении суточной ритмики распускания цветков через каждый час отмечали число раскрывшихся цветков и показания температуры и влажности воздуха.

Подробно образование генеративных органов и биология цветения нами описываются у лаванды узколистной, затем излагаются отличия в цветении у л. широколистной и лавандина.

В июле—августе после уборки соцветий на моноподиальных побегах лаванды узколистной в пазухе каждого листа в акропетальном порядке закладываются почки возобновления (рис. 1, а). В летне-осенний период вегетативные побеги лаванды развиваются лишь до второго этапа органогенеза (по терминологии Куперман, 1962). Высота их достигает 14—16 см, а число междоузлий — 12—13. Однако преимущественное развитие в дальнейшем получают только 2 терминальных побега, формирующихся из верхнего междоузлия. Число парных листочков в них не превышает 4—6, а длина составляет 2.5—4.0 см. Зимой у вегетативных побегов заметного прироста не наблюдали.

Во второй декаде марта при среднесуточной температуре 7° С начинается вегетация верхней части вегетативных побегов. В первой декаде апреля при повышении среднесуточной температуры до 10—12° отмечены их сравнительно активный рост и удлинение верхних междоузлий. Через неделю длина вегетативного побега лаванды узколистной составляет около 18 см. На нем имеется до 15 парных листочков (рис. 1, г, д). С этого времени апекс вегетативного побега преобразуется в генеративный.

Терминальная часть вегетативно-генеративного побега состоит из меристематического бугорка соцветия, окруженного зачаточными листочками прицветничков. В генеративном апексе различаются двуслойная зона клеток туники и более многослойная зона корпуса. По классификации Ф. П. Куперман (1962), это третий этап морфогенеза, мы обозначим его как первую стадию формирования генеративных органов — образование апекса соцветия. У лаванды узколистной она проходит в фазе «полное отрастание побегов», продолжительность которой составляет 20—30 дней (рис. 2).

ТАБЛИЦА 1

Фазы развития и размеры органов цветка (в мм) лаванды и лавандина

Фенофаза развития цветка	Стадия формирования генеративной ткани пыльника	Лаванда узколистная			Лаванда широколистная			Лавандин		
		чашечка	венчик	пестик	чашечка	венчик	пестик	чашечка	венчик	пестик
Чашечка зеленая	Меристематическая ткань Археспорий Мейоз-тетрады Микроспории Двуклеточные пыльцевые зерна Трехклеточные пыльцевые зерна	0.5	0.3	0.4	0.6	0.3	0.4	0.7	0.3	0.4
Чашечка зеленая		2.4	2.0	0.6	2.4	0.9	0.5	2.3	1.1	0.6
Чашечка окрашена на $\frac{1}{4}$		3.8	1.8	1.2	3.8	1.7	1.0	3.6	1.8	1.1
Чашечка окрашена на $\frac{1}{3}$		4.2	3.8	1.9	4.8	4.5	1.5	4.8	4.5	1.9
Первая — вторая фазы выдвижения венчика		4.4	6.8	3.1	4.9	7.8	2.5	5.2	8.0	3.3
Третья фаза выдвижения венчика — цветение		4.5	10.3	7.0	5.0	10.3	6.0	5.8	11.3	7.5

Вторая стадия образования генеративных органов — удлинение соцветия — характеризуется тем, что терминальная часть побега остается недифференцированной, а в базальной образуются апексы цветков первого порядка ветвления. К основанию апексов подходят по 2 сосуда первичной проводящей системы. Данная стадия формирования генеративных органов проходит в первой декаде мая. Продолжительность ее составляет около 3 суток.

Третья стадия образования генеративных органов лаванды — дифференциация мутовок соцветия — характеризуется заложением цветков второго порядка ветвления в дихазиях (рис. 1, е, з, в). В это время начинают выявляться строение и тип соцветия. Продолжительность этой стадии развития генеративных органов — 3 суток.

Четвертая стадия формирования генеративных органов — начало органогенеза цветка (рис. 1, ж—з). Органы обоеполого цветка лаванды (чашелистики, лепестки, тычинки и пестик) образуются центrostремительно по моноциклическому типу. В это время закладываются оси третьего порядка ветвления дихазия. Длительность данной стадии развития — также 3 суток.

Пятая стадия формирования генеративных органов — начальные стадии образования пыльника и семязпочки, как и шестая — формирование гаметофитов, включающая все стадии дифференциации пыльцевого зерна и зародышевого мешка, проходят в фазе — появление цветоносов и бутонизация (рис. 1, е, з). Рост вегетативной массы растений с шестой стадии развития генеративных органов замедляется. Общая продолжительность этих 2 стадий формирования составляет 10—12 суток (рис. 2).

В селекционной работе с лавандой и лавандином часто необходимо знать состояние генеративной ткани пыльника и семязпочки по фазам развития цветка. Нами установлено, что рост чашечки цветка лаванды узколистной до 4.2 мм в основном протекает в период закрытого бутона, в фазе цветка чашечка зеленая или чашечка окрашена антоцианом в верхней части на $\frac{1}{3}$ (табл. 1). При высоте чашечки 4.0 мм венчик занимает около $\frac{1}{3}$ ее высоты, а пестик — около половины длины венчика, в пыльниках лаванды узколистной проходят стадии мейоза микроспороцитов.

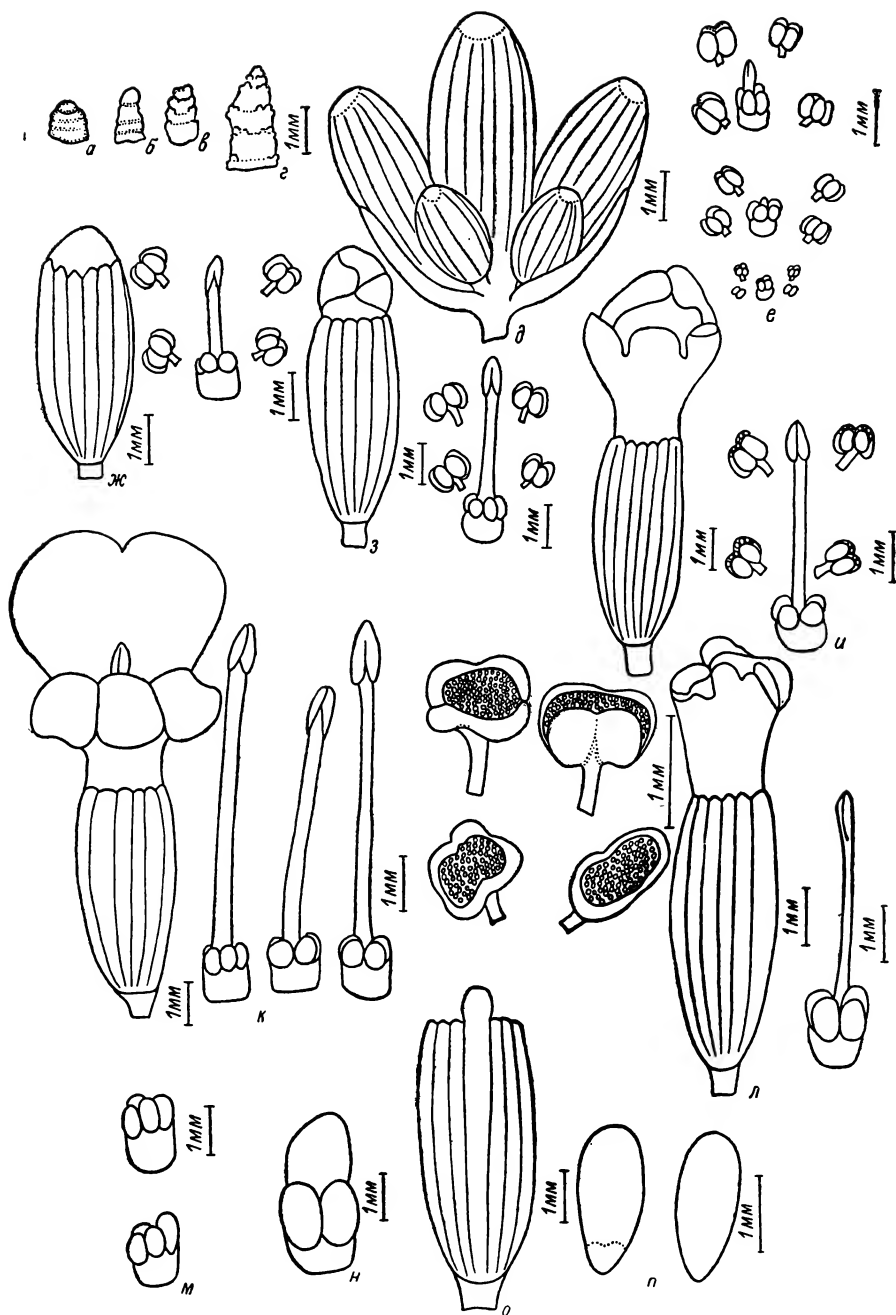


Рис. 3. Образование репродуктивных органов у лаванды и лавандипа.

a — апекс соцветия; *б—г* — последовательные этапы формирования сложного соцветия; *д* — дихазий; *е* — тычинки и пестики из цветков разных порядков ветвления данной стадии развития дихазия; *жс—и* — 1—3 фазы выдвигания венчика цветка и соответствующие им размеры тычинок и пестиков; *к* — цветок и зрелый пестик лаванды узколистной, рядом зрелые пестики лаванды широколистной, лавандина и пыльники *л* узколистной; *л* — цветок и пестик лавандина после оплодотворения; *м* — неравномерное развитие и дегенерация гнезд завязи лавандина после оплодотворения; *н* — завязь лаванды после оплодотворения; *о* — чашечка цветка лаванды в момент созревания плода; *п* — эремы лаванды с брюшной и спинной (справа) стороны.

В фазе закрытого цветка, которая соответствует стадии формирования одно-двуядерного зародышевого мешка, проходящей непосредственно перед раздвижением краев чашечки, в пыльниках наблюдали стадию микроспор.

Поскольку выдвигание трубчатого венчика лаванды занимает по времени 5—6 суток, этот период ради удобства его распознавания разделен

нами на 3 фазы. В первой фазе высота чашечки достигает 4.3, а венчика — 4.1 мм (рис. 3, ж). Кастрацию цветка на этой стадии проводить рано, так как травмирование его в данный период отрицательно сказывается на последующем формировании пестика и завязываемости семян.

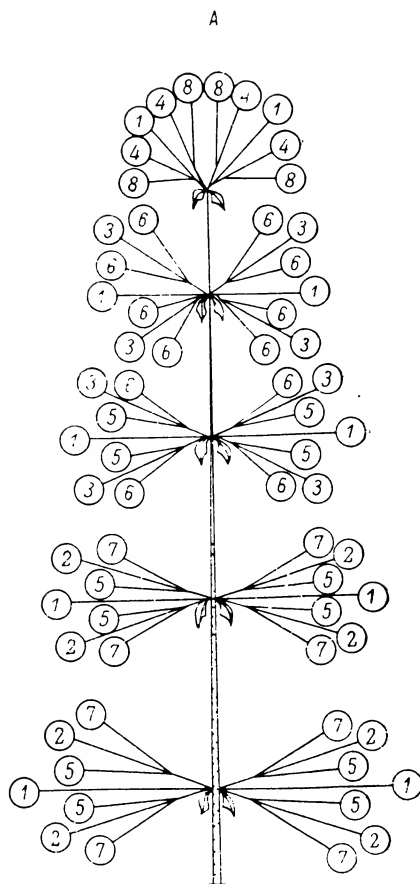
Во второй фазе выдвижения венчика (рис. 3, з) высота цветка лаванды составляет 6.8 мм. Пыльники еще закрыты и содержат двуклеточные пыльцевые зерна до стадии деления ядра генеративной клетки. Данная фаза наиболее удобна для кастрации цветков лаванды. Пыльники в зависимости от условий внешней среды раскрываются через 6—12 час. после кастрации цветков, что исключает возможность самоопыления. В соцветии лаванды узколистной можно кастрировать по 4—12 цветков в связи с неравномерностью их формирования.

В период третьей фазы выдвижения венчика отмечен наиболее интенсивный рост органов цветка. Высота цветков составляет 8.8—12.0 мм (рис. 3, и). В этот период пыльцевые зерна находятся на стадии деления ядра генеративной клетки или они уже трехклеточные. Длина пестика составляет около $\frac{2}{3}$ высоты чашечки цветка. Пыльцевые зерна, взятые из пыльников цветка в начале третьей фазы выдвижения венчика, при нанесении на рыльце пестика собственного или равнозначного по возрасту цветка набухают, но длина пыльцевых трубок, образующихся у 2—5 % зерен, не превышает 40 мкм. Кастрацию цветка в этой фазе проводить уже поздно, так как интродузные пыльники лаванды вскрываются за 2—3 суток до цветения, в начале третьей фазы выдвижения венчика.

Указанные выше 3 фазы выдвижения венчика цветка лаванды соответствуют по времени прохождения шестой стадии формирования генеративных органов (рис. 2). Конец третьей фазы выдвижения венчика связан с началом его раскрытия и вступлением соцветия в период седьмой стадии формирования генеративных органов — цветение и оплодотворение.

Сложное, цилиндрической формы соцветие лаванды узколистной является колосовидной метелкой (рис. 1, ж, з; 4, А). Средняя длина его равна 5.2 см. Оно состоит из 6—7 мутовок, каждая из которых в свою очередь имеет по 2 ложные полумутовки, являющиеся простыми соцветиями или дихазиями (рис. 3, д). В колосовидной метелке цветки одного порядка ветвления образуются в акропетальной последовательности. Полумутовка у разных форм лаванды состоит из 3—11 цветков и имеет дихазильный или монахазильный тип ветвления, которое по отхождению цветоножек подразделяется на скученное и нескученное (Буюкли, 1969).

Зигоморфный, полный, четырехчленный, бикарпелярного типа, типичный для губоцветных цветков лаванды имеет и присущие ему биологические особенности. Чашечка и венчик его трубчатые, сростнолепестные, двугубые (рис. 3, к). Верхняя губа чашечки с крупным, равным 1 мм сердцевидным зубцом, который образован сросшимися чашелистиками и служит на ранних этапах развития ее крышечкой. Чашечка имеет 13 ребер, густо опушенных простыми и звездчатыми волосками. В промежутках между



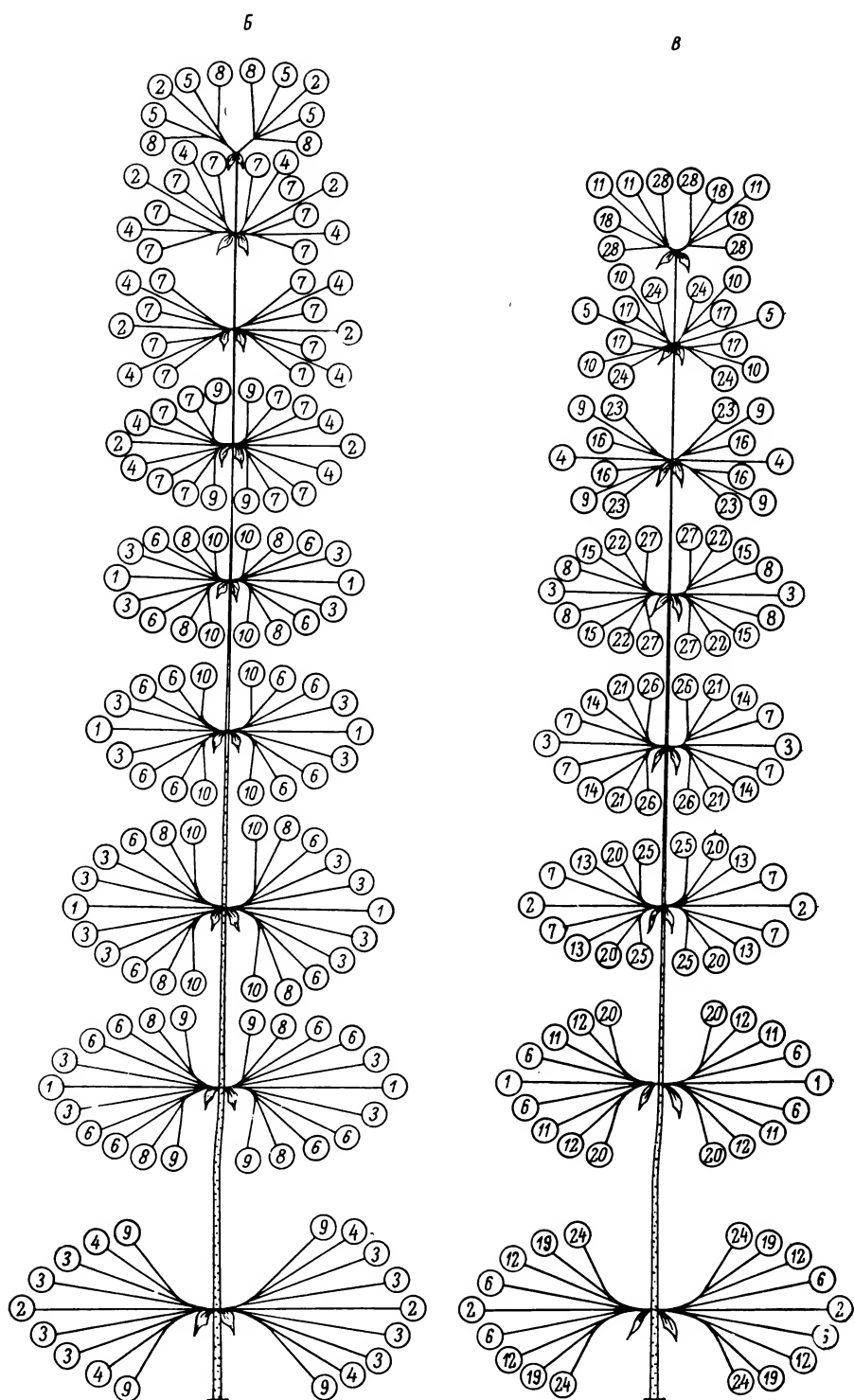


Рис. 4. Последовательность раскрытия цветков в соцветии (обозначена цифрами) у лаванды узколистной (А), лавандина (Б), л. широколистной (В).

ребрами располагаются эфирномасличные железки. Венчик раскрывшегося цветка по высоте превышает чашечку. Его верхняя губа состоит из 2 сросшихся лепестков и имеет размеры 4×4 мм, тогда как размеры 3 лепестков нижней губы не превышают 2×2 мм.

Тычинок у лаванды четыре. У верхних двух длина тычиночной нити составляет по 0.5, у нижних — по 1.0 мм (рис. 3, к). Размеры зрелого пыльника равны 1.0×0.8 мм. На поверхности пыльника, в районе его связника содержится до 24 эфирномасличных железок с 8-клеточными головками и одноклеточными ножками.

Пестик лаванды узколистной к моменту опыления в раскрытом цветке достигает 7.0 мм выс. (табл. 1). Размеры завязи составляют 1.0×1.0 мм. Двураздельное, копьевидной формы рыльце пестика в верхней трети столбика окрашено в тон лепестков венчика. Ниже рыльца на столбике пестика (и на таком же уровне с внутренней стороны венчика) имеются участки около 2 мм шир., покрытые одноклеточными волосками, расположенными под углом 45° к верхней поверхности рыльца. В прохладную (ниже 20°) пасмурную погоду рост пестика и созревание рыльца лаванды замедляются.

Седьмая стадия развития генеративных органов лаванды — цветение и оплодотворение — проходит в раскрытом цветке, когда трехклеточные пыльцевые зерна полностью сформированы, а пестик еще не достиг своей длины и физиологически не созрел (рис. 3, и). Только спустя 5—6 час. после раскрытия венчика цветка рост столбика пестика прекращается (рис. 3, к). Таким образом, цветок лаванды имеет резко выраженную протерандрию.

По типу раскрытия цветков дихазий можно отнести к цимозному соцветию, поскольку цветение начинается с центральных цветков первого порядка ветвления.

Средняя продолжительность цветения цветков первого порядка ветвления второй мутовки соцветий лаванды узколистной составляет 70.5 ± 0.5 часа (табл. 2). В колосовидной метелке цветки раскрываются в акропетальной последовательности — со второй и третьей мутовок. Затем раскрываются однозначные цветки первой и остальных расположенных выше мутовок соцветия (рис. 4, А). Обычно цветение пятой мутовки соцветия в связи с более поздним формированием ее цветков запаздывает на 1, а шестой — на 2 суток по сравнению с такими же цветками расположенных ниже мутовок. Последовательность распускания цветков второго и третьего порядков ветвления дихазиев такая же, как и цветков первого порядка.

ТАБЛИЦА 2
Продолжительность цветения центрального цветка второй мутовки соцветия лаванды и лавандина (1971 г.)

Объект исследования	Продолжительность цветения цветка, часы		
	$M \pm m$	σ	n
Лаванда узколистная	70.5 ± 0.5	2.2	20
Л. широколистная	49.4 ± 0.6	2.8	20
Лавандин	70.0 ± 0.3	1.2	20

В цветках первого и второго порядков ветвления дихазиев из нижней части соцветия при анализе формирования гаметофитов нами отмечено меньше отклонений от нормы. Раскрытие венчика у этих цветков приходится на первую половину цветения лаванды, которую поэтому следует использовать для гибридизационных работ.

Длительность цветения цветков лаванды зависит от порядка их расположения в соцветии. Центральные цветки дихазия в колосовидном соцветии цветут продолжительнее, чем цветки первого и второго порядков ветвления (табл. 3).

Так, венчик центральных цветков остается открытым от 62 до 84 час., цветков второго порядка ветвления — от 47 до 72, а третьего — от 27

до 54, причем у цветков верхней части соцветия период от начала раскрытия лепестков венчика до их увядания сокращается. Бутоны одного соцветия распускаются полностью у лаванды узколистной в течение 15—25 дней, а всего растения — 25—36 дней. Колебания в сроках начала и конца цветения (1968—1972 гг.) не превышали 15 суток. По литературным данным (Работнов, 1950; Минина, 1952; Пономарев, 1954, 1960; Пономарев, Подосенова, 1974; Беспалова, 1964, 1965; Ходжматов, 1970), каждый вид покритосеменных растений имеет определенный, эволюционно закрепленный суточный ритм.

Распускание цветков у каждого вида лаванды проходит при конкретных погодных условиях (рис. 2). Средняя температура воздуха в период цветения лаванды узколистной составляет 20—25°, а относительная влажность воздуха — 52—67%.

Наблюдая за ходом цветения лаванды узколистной, мы убедились в приспособлении ее к резким сменам температуры и влажности в течение суток (рис. 5). Суточный ход распускания цветков однотипен и имеет 2 максимума — в 8 и 16 час. Максимальное число распустившихся цветков в утренние часы обуславливается наилучшими условиями для опыления в это время.

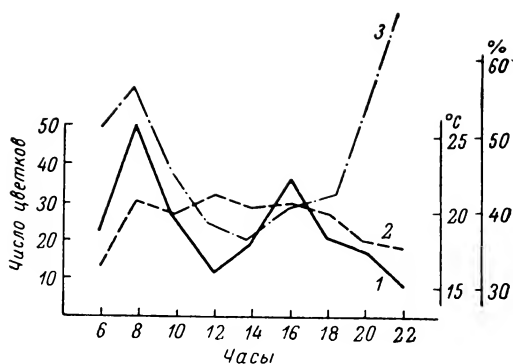


Рис. 5. Суточный ход раскрытия цветков лаванды узколистной.

1 — число распустившихся цветков, 2 — температура воздуха, 3 — относительная влажность воздуха.

ТАБЛИЦА 3

Продолжительность цветения цветков первой и второй мутовок соцветия лаванды узколистной в зависимости от порядка ветвления дихазия (1970 г.)

Порядок ветвления соцветий	Продолжительность цветения цветка, часы		
	$M \pm m$	σ	n
Первый	72.0 ± 0.8	4.8	40
Второй	64.0 ± 1.2	7.4	40
Третий	46.5 ± 0.6	3.8	40

В жаркие дневные часы (12—13 час.), когда температура воздуха повышается до 25—30° и относительная влажность его снижается до 45—50%, распускание цветков задерживается. Проведенные подсчеты показали, что на протяжении всего периода цветения с 6 до 10 час. утра раскрывается наибольшее число цветков, меньшее число их распускается в период от 14 до 20 час и минимальное — с 10 до 14. Температура воздуха выше 30° и относительная влажность ниже 45% отрицательно влияют на цветение, вызывая опадение цветков лаванды.

Сезонный ход цветения лаванды узколистной в 1970 г. представлен на рис. 6. В тот год период распускания цветков продолжался 30 дней, а в 1971 г. — 35. В 1970 г. начиная с 16 июня число раскрывшихся цветков постепенно увеличивалось, достигая максимума к 24 июня, т. е. на 9-й день цветения. В 1971 г. максимум распускания цветков наблюдался 30 июня, т. е. на 10-й день. В 1970 г. наибольшее число цветков распустилось в период с 23 по 28 июня, т. е. в течение 6 дней, а в 1971 г. с 28 июня по 2 июля — в течение 5 дней. Наиболее интенсивное распускание цветков наблюдалось при температуре воздуха 20—22° и относительной влажности 55—65%. Это вполне согласуется с данными, полученными при определе-

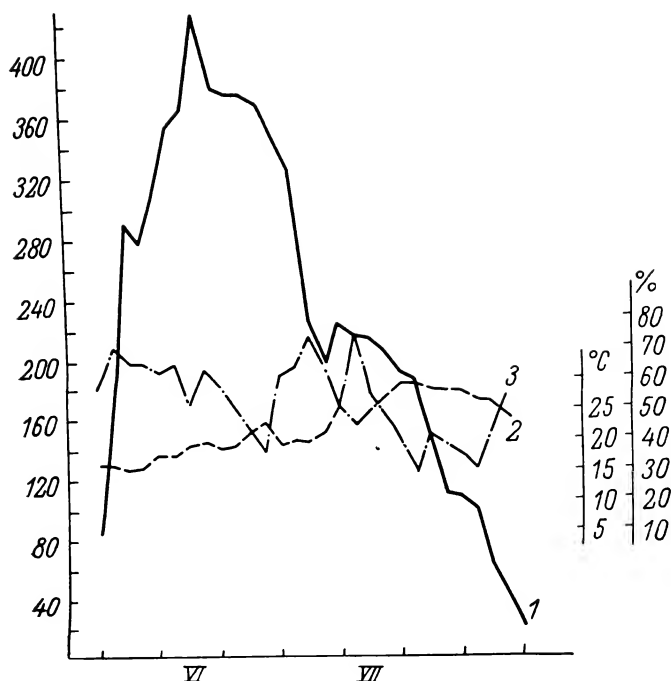


Рис. 6. Интенсивность распускания цветков лаванды узколистной в период цветения ($n=40$), 1970 г.

1—3 — то же, что на рис. 5.

нии суточного хода цветения лаванды, и выявляет определенные закономерности. Число бутонов продолжает оставаться значительным — 25 %. Конечно, динамика цветения в каждом году меняется, но больше всего раскрытых цветков отмечается в период с 8-го по 12-й день после начала цветения.

При нанесении пыльцы на рыльце пестика, а также при посещении цветка насекомыми в день его раскрытия уже на следующее утро венчик таких цветков и верхняя часть пестика начинали увядать, в зародышевых мешках наблюдали зиготу и первичную клетку эндосперма, что указывает на завершение процесса оплодотворения.

Центральные цветки полумутовок в зависимости от температуры и влажности воздуха оставались раскрытыми в течение 2—4, в нижних мутовках соцветия — до 3, а под пергаментным изолятором — до 12 суток. В некастрированных изолированных цветках лаванды узколистной пыльца сохраняла нормальный желтый цвет до 7 суток. В последующие 2 дня интенсивность окраски и прорастание пыльцевых зерен на питательной среде и на рыльце пестика ослабевали.

У отдельных форм лаванды узколистной при благоприятных погодных условиях наблюдали вторичное (осеннее) цветение, которое, как правило, проходит в сентябре. Оно характеризуется уменьшением до $\frac{1}{4}$ числа цветков в соцветии и увеличением до 35 % отклонений от нормы при развитии мужского и женского гаметофитов, чем при летнем цветении.

После оплодотворения начинается восьмая стадия формирования генеративных органов — развитие плода и семени. Она проходит в цветках соцветия в акропетальной последовательности и сопровождается образованием и дифференциацией эндосперма и зародыша. Плод лаванды — ценобий — имеет остающуюся чашечку цветка, в которой формируется 1—4 семени (эрема) (рис. 3, $m-n$). Восьмая стадия формирования генеративных органов у лаванды узколистной продолжается около 30 суток, а весь период их развития — 108 дней (рис. 2). По характеру генеративного цикла

развития лаванда является поликарпическим растением. При нормальных условиях произрастания ее жизненный цикл составляет около 22—25 лет.

У лаванды широколистной заложение почек происходит в августе. До октября наблюдали непрерывный рост апикальной части побега. Число междоузлий на нем достигает 11, а средняя длина побега — 12.3 см. Развитие побега лаванды широколистной протекает сходно с л. узколистной, но рост его возобновляется только в конце апреля, при более высокой среднесуточной температуре воздуха — 11—16° (рис. 2, Б).

Лаванда широколистная имеет такие же стадии формирования генеративных органов, что и л. узколистная. Однако 5—7 стадии их развития у л. широколистной продолжительнее. Соцветия ее имеют 7—11 мутовок, а дихазии — по 5—19 цветков. Длина соцветий составляет 8—10 см.

Период цветения у л. широколистной более растянутый (70—75 суток), чем у л. узколистной (рис. 2, 4; табл. 4). Он проходит при температуре 22—27°. Раскрытие бутонов у л. широколистной начинается также с центрального цветка дихазия второй и редко одновременно третьей мутовки соцветия (рис. 4, В; табл. 2). Цветки расположенных выше мутовок расцветают с перерывом в 2—3 суток. Цветки второго и следующих порядков ветвления в полумутовках имеют ту же последовательность развития, что и цветки первого порядка ветвления (рис. 4, В). В естественных условиях цветки л. широколистной остаются раскрытыми не более 2 суток (табл. 2, 4). Под пергаментным изолятором венчик цветка не увядает до 8 суток, но желтая окраска пыльцевых зерен сохраняется только до 5 суток.

Период формирования генеративных органов у лаванды широколистной составляет 124 дня (рис. 2). Различия в величине органов цветка у изучаемых видов лаванды являются существенными, с чем приходится считаться при проведении гибридизационных работ. Поскольку чашечка цветка л. широколистной на 0.5 мм длиннее, а пестик на 1.0 мм короче (табл. 1, 4), то в качестве материнской формы оказалось удобнее использовать л. узколистую.

ТАБЛИЦА 4
Различия в биологии цветения у лаванды и лавандина

Объект исследования	Длина сформированного пестика, мм			Раскрытие цветков соцветия	Продолжительность цветения, сутки	
	$M \pm m$	σ	n		цветка	растения
Лаванда узколистная	7.0 ± 0.02	0.02	20	Одновременное	3	25—36
Л. широколистная	6.0 ± 0.02	0.01	20	Растянутое	2	70—75
Лавандин	7.5 ± 0.01	0.04	20	Одновременное	3	45—55

У лавандина развитие генеративных побегов занимает промежуточное по времени положение между родительскими видами лаванды (рис. 1, а, 2, в, табл. 2, 4). Вегетативные побеги у лавандина образуются в начале августа. В осенний период длина его вегетативного побега составляет 15—17 см, а число междоузлий — 15. К моменту дифференциации генеративного апекса длина побега не превышает 19.6 см, а число его междоузлий достигает 12. Таким образом, состояние апикальных меристем у исследуемых видов лаванды и лавандина определяет начало формирования их генеративных органов. Сроки дифференциации у лавандина отстают от таковых у лаванды узколистной на 15—16 дней. Ход формирования генеративных органов лавандина сходен с родительскими видами лаванды.

Соцветия у разных форм лавандина состоят из 7—11 мутовок, в каждой из которых содержится по 14—28 цветков. Средняя длина соцветия лавандина № 21 равна 9.4 см.

Цветение лавандина отмечено во второй половине июня при среднесуточной температуре 22—26° (рис. 2, В). Порядок раскрытия цветков лавандина сходен с таковым лаванды узколистной, но более растянут (рис. 4,

Б). Средняя продолжительность цветения центрального цветка второй мутовки соцветия составляет 70.0 ± 0.3 часа (табл. 2), а растений лавандина — 48 дней. В течение первой недели цветения раскрываются цветки первого порядка ветвления, а к концу второй недели — цветки второго порядка ветвления. Это происходит на 15—16-й день цветения. Число раскрывшихся цветков на растении составляет около 25%, что является максимальным. Цветки третьего порядка ветвления дихазия раскрываются в течение третьей недели от начала их цветения. Разрыв в сроках цветения одинаковых цветков дихазия в мутовках соцветия не превышает 2 суток.

Период формирования генеративных органов у лавандина протекает за 93 дня (рис. 2). Он завершается на 6—7-й стадиях их развития из-за нарушений в микроспоро- и гаметогенезе, что и обуславливает стерильность межвидовых гибридов лаванды первого поколения.

Выводы

1. При формировании генеративных органов лаванды нами выделено 8 стадий развития, из которых 4 начальных проходят в период активного вегетативного роста растений.

2. Цветки в колосовидном соцветии лаванды и лавандина образуются в акропетальной последовательности, а органы цветка — в центростремительном порядке.

3. Суточный ритм распускания цветков лаванды и лавандина имеет 2 максимума — в 8 и 16 час.

4. Отклонения в сроках цветения у исследуемых видов лаванды и лавандина в зависимости от различных погодных условий по годам не превышают 15 суток.

5. У лаванды узколистной число междоузлий на вегетативно-генеративном побеге больше, среднесуточная температура воздуха при прохождении стадий формирования генеративных органов ниже, сроки их прохождения более ранние, продолжительность их короче, размеры цветков и длительность их цветения больше, чем у л. широколистной.

6. Биологические различия *Lavandula angustifolia* и *L. latifolia* в формировании генеративных органов и особенностях цветения обусловлены генетически. Они указывают на систематическую разобщенность и самостоятельность видов лаванды.

7. Лавандин обладает промежуточными между родительскими видами лаванды календарными сроками прохождения и продолжительностью стадий формирования генеративных органов, в том числе и цветения. Характер распускания его цветков в соцветии сходен с таковыми лаванды узколистной.

8. У лавандина формирование генеративных органов прекращается на стадии цветения—оплодотворение. Это происходит из-за нарушений его микроспоро- и гаметогенеза и обуславливает стерильность межвидовых гибридов первого поколения.

9. В процессе изучения биологии цветения лаванды выявлены особенности, некоторые из них могут найти практическое применение при ее гибридизации:

- а) при межвидовых скрещиваниях вследствие больших размеров пестика цветка в качестве материнской формы удобнее использовать *L. angustifolia*, а в качестве отцовской — *L. latifolia*;

- б) для кастрации и опыления следует брать цветки первого-второго порядков ветвления дихазия из нижней половины соцветия, в которых наблюдали меньше нарушений в формировании гаметофитов, чем в других цветках соцветия;

- в) кастрацию цветка лучше проводить во второй фазе выдвижения венчика, когда высота его у лаванды узколистной составляет 7.0—8.5, а у л. широколистной — 6.5—7.5 мм;

- г) опылять цветки целесообразнее в утренние часы высокофертильной пылью, взятой из пыльников в день раскрытия венчика.

ЛИТЕРАТУРА

- Беспалова З. Г. (1964). Цветение и плодоношение некоторых полыней Центрального Казахстана. Бот. ж., 49, 2. — Беспалова З. Г. (1965). Суточная ритмика цветения и плодоношения некоторых растений Центрального Казахстана. Бюлл. МОИП, отд. биол., 70, 3. — Буюкли М. В. (1969). Лаванда и ее культура в СССР. — Буюкли М. В. (1971). Морфогенез цветка и некоторые особенности микро- и макроспорогенеза *Lavandula vera* DC. Бот. ж., 56, 10. — Ван Вэнь-чжун, Чэнь Эр-жуй. (1965). Исследование цветения и плодоношения лаванды. Сб. статей по интродукции и акклиматизации растений. Пекин. Кэсюэ чубуншэ. — Куперман Ф. М. (1962). Некоторые закономерности развития и роста стебля у разных морфофизиологических типов кукурузы. В кн.: Морфология кукурузы. М. — Мина Е. Г. (1952). Биологические основы плодоношения дуба. Лесн. хоз., 1. — Нестеренко П. А. (1939). Лаванда и лавандины. Тр. Гос. Никитск. бот. сада, XVIII, 2. — Пономарев А. Н. (1954). Экология цветения и опыления злаков и люцерны. Бот. ж., 39, 5. — Пономарев А. Н. (1960). Экология цветения и опыления злаков. Научн. докл. высшей школы, Биол. науки, 1. — Пономарев А. Н., Т. И. Подосенова. (1974). Суточная ритмика цветения и опыления осоковых и ситниковых. Научн. докл. высшей школы, Биол. науки, 8. — Работнов Т. А. (1950). Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. Тр. БИН АН СССР, сер. IV, 6. — Стайков В., Б. Чингова. (1968). Изучение динамики цветения лаванды. IV Междунар. конгр. по эфирным маслам, II. — Ходжматов М. И. (1970). Особенности цветения *Dictamnus tadshikorum* Vved. Растит. рес., VI, 3. — Tutin T. G., V. H. Heywood, N. A. Burdes, M. D. Moore, D. H. Valentine, S. M. Walters, D. A. Webb. (1972). Flora Europaea, 3, p. 187—188. Cambr. Univ. Press.

УДК 581.14 : 582.765.2 (575.4)

Н. В. Ловелиус, Т. Г. Горелова, В. И. Кузнецов

РОСТ ФИСТАШКИ *PISTACIA VERA* L. (ANACARDIACEAE) В БАДХЫЗЕ ЗА ПОСЛЕДНИЕ 100 ЛЕТ И ВОЗМОЖНОСТИ ЕГО ПРОГНОЗИРОВАНИЯ

N. V. LOVELIUS, T. G. GORELOVA, V. I. KUZNETSOV. THE GROWTH
OF *PISTACIA VERA* L. (ANACARDIACEAE) IN BADKHYZ DURING THE LAST 100 YEARS
AND POSSIBILITIES FOR ITS FORECASTING

Рассмотрена возможность использования данных по приросту фисташки в условиях аридного климата для реконструкции влагообеспеченности региона. На основе установленной прямой связи прирост годовых колец—осадки за гидрологический год восстановлен их ход за последние 106 лет.

Выявлен ритмический характер внутривековой изменчивости прироста с повторяемостью экстремальных значений (максимумы и минимумы), близкой к 12 годам. Показана возможность прогноза аномалий сезонного прироста фисташки по осадкам за период с октября по январь.

Росту древесных растений в различных природных условиях посвящена обширная литература. Наибольшее число исследований выполнено на северных и горных пределах лесной растительности. К числу таких работ относятся дендроиндикационные исследования, которые проводились одним из авторов этой статьи на хвойных породах на верхней и северной границах леса на профилях Карпаты—Камчатка и Кольский полуостров—Чукотка (Ловелиус, 1970, 1976).

Дендроиндикационные исследования проводятся в США в штате Аризона в лаборатории по изучению годовых колец деревьев (Fritts, 1976); в аридных районах Советского Союза подобные работы только начинаются (Шнитников, 1975; Шнитников и др., 1976).

Секция дендрохронологии и дендроклиматологии Научного совета по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» Академии наук СССР в 1976 г. наметила расширение сбора информации по годовым кольцам деревьев, чтобы использовать дендроиндикационные данные при решении научных вопросов и прикладных задач сельского и лесного хозяйства и в других областях исследований естественного и исторического плана. Одним из новых районов дендроиндикационных работ является Бадхыз, расположенный в северных предгорьях Парапамиза (Туркменская ССР), где на-

ходится Бадхызский государственный заповедник. Фисташники здесь частично заходят в горы, на возвышенность, расчлененную густой сетью саев и долин. Высоты района 800—900 м над ур. м. Район фисташковой рощи заповедника известен в литературе под названием «Пуль-и-Хатумская фисташковая дача» (Смольский, Смирнов, 1931).

Фисташковая роща занимает 39 тыс. га, средняя полнота 0.2—0.3; она образована чистыми естественными насаждениями, других древесных пород нет. Кустарниковый ярус не выражен, травяной ярус представлен осокой *Carex pachystylis* L. Gay, мятликом *Poa bulbosa* L. и разнотравьем; проективное покрытие 60—80%. Размещение деревьев в роще неравномерное. Фисташка *Pistacia vera* приурочена к склонам саев, на которых образует заросли с полнотой до 0.4. На плоских водоразделах и пологих склонах насаждения разрежены (полнота 0.2—0.1 и меньше), деревья растут группами, имеются обширные прогалины. Отдельные участки водоразделов лишены деревьев.

На распределение деревьев и их размеры влияют глубина залегания коренных пород (палеогеновые и неогеновые отложения) и их состав (Горелова, 1968). Близкое залегание коренных пород, обычное на склонах западной и южной экспозиций, угнетает деревья, здесь они низкорослые и карликовые, а на скальных выходах прямостоячая форма деревьев иногда сменяется стелющейся. При глубоком залегании коренных пород (до 10 м) деревья отличаются большими размерами и густой развесистой кроной (высота 6—8, диаметр кроны более 10 м). Наиболее продуктивные фисташники с хорошо развитыми деревьями расположены в восточной части заповедной рощи, где распространены неогеновые коренные породы; на палеогеновых эффузивах фисташка угнетена, а на заглипсованных глинах не растет совсем.

Фисташка — единственное дерево, способное существовать в суровых климатических условиях Бадхыза: абсолютный максимум температуры воздуха 47.5 абсолютный минимум —25.9° (данные метеостанции Пуль-и-Хатум). Засушливый и самый жаркий период июнь—октябрь, в это время совсем не выпадает осадков. Фисташка живет более 350 лет, начинает плодоносить в тридцатилетнем возрасте и каждые 5—10 лет дает обильный урожай орехов, очень вкусных и питательных.

Фисташки северо-западного Бадхыза содержат генофонд ценных форм, которые по качеству орехов не уступают культурным сортам.

В соседнем с Бадхызом районе — Кушко-Мургабском междуречьи, в окрестностях г. Кушка — расположен еще один фисташковый массив, принадлежащий Кушкинскому лесхозу (он вошел в литературу под названием «Кушкинская фисташковая дача»). Здесь созданы большие площади культур фисташки. Государственным комитетом лесного хозяйства Туркменской ССР разработан план расширения площадей посевов фисташки в предгорьях Копетдага.

Фисташкам Бадхызского заповедника посвящен ряд работ. Исследовалось в основном естественное возобновление фисташки (Клюшкин, 1961; Кравченко, 1959), изучалось состояние рощи (Клюшкин, 1959), рассматривались вопросы ее охраны (Клюшкин, 1972), пути повышения урожайности фисташки (Кравченко, 1959), агротехнические приемы создания культур; обсуждались проблемы полиморфизма фисташки (Кабулов, 1971), типологии ее насаждений, способы определения возраста деревьев (Сух, 1974а), дешифрирования аэрофотоснимков фисташников (Сух, 1974б), изучалась их фенология (Масюкова, 1962). Однако нет работ по биологии и изменению возрастной структуры фисташки во времени, об ее плодоношении в разные годы и возможности его прогнозирования.

Использование дендроиндикационных данных для решения вышеперечисленных задач позволяет уточнить значение метеорологических элементов в развитии фисташки в различные годы. Информация по приросту годичных колец фисташки дает возможность выполнить ретроспективный анализ изменений условий среды за несколько десятилетий, что также вошло в задачу настоящей работы. Использование деревьев заповедной

территории для разработки методики применения дендроиндикационной информации с целью реконструкции метеорологических условий важно еще и потому, что здесь сведено до минимума воздействие антропогенного фактора и тем самым вклад отдельных элементов климата в изменения прироста деревьев может быть выявлен в «чистом виде».

Обращение к фисташке как к индикатору изменений условий среды не случайно. Во-первых, в аридных условиях это одна из самых долгоживущих пород; во-вторых, она является одним из древесных растений, способных переносить очень резкие изменения условий среды и продолжает вегетировать даже тогда, когда совсем не выпадает осадков (порой до 4—5 месяцев подряд); в-третьих, она является основным объектом заповедования, поэтому ее всестороннее изучение позволит предвидеть изменения в росте и развитии в зависимости от факторов среды; в-четвертых, располагая надежными сведениями о предстоящих изменениях биологической продуктивности фисташки, можно с некоторым приближением распространять данные такого прогноза и на другие древесные растения аридных территорий.

Для оптимального решения перечисленных задач мы сделали 10 спилов фисташки в разных участках Бадхыза вблизи поверхности почвы в порядке, описанном ранее (Ловелиус, 1970, 1972б и др.). В отличие от ряда других деревьев у фисташки ветвление ствола возможно у самой поверхности почвы, а порой оно начинается даже до выхода на дневную поверхность. Учитывая эту особенность, нам приходилось выбирать наиболее прямостоящие особи, чтобы избежать эксцентричности стволов, обусловленной образованием креновой древесины вследствие неравномерного распределения тяжести кроны. Этот принцип выбора модельных особей оказался правильным, так как удалось избежать взятия спилов с сильно выраженной эксцентричностью прироста.

Измерения годовичных колец проведены на спилах и пробках «диаметр» под лупой МБС-1 в единицах шкалы окуляр-микрометра по линии наибольшего прироста (Ловелиус, 1972б). Данные измерений 10 деревьев суммировались по календарным годам образования колец для получения средней сводной серии. На рис. 1, А (сплошная линия) приведена дендрограмма по 10 модельным деревьям, дающая возможность проследить изменчивость прироста годовичных колец с 1871 по 1976 гг. На фоне этой кривой проведена прерывистая плавная линия среднего скользящего значения прироста, полученного в результате 10-летнего среднего скользящего сглаживания для использования его в качестве многолетней нормы при нормировании абсолютных значений годовичного прироста. Плавный ход средней скользящей 10-летней нормы еще нагляднее подчеркивает основные тенденции в многолетней изменчивости прироста фисташки. Наиболее выраженное уменьшение прироста прослеживается в 1873—1905, 1914—1921, 1931—1948, 1957—1967 гг.; увеличение прироста происходило в 1909—1914, 1922—1929, 1949—1956, 1967—1976 гг. В средней части рис. 1, Б представлены приросты годовичных колец сводной серии в отклонениях от 10-летней средней скользящей нормы. Из анализа этих величин следует, что можно оценить изменения прироста в каждый год на фоне многолетней нормы за период, охваченный дендроиндикационными наблюдениями. Следует отметить, что при такой обработке данных даты аномально больших (или малых) приростов не меняются и вместе с тем почти полностью сохраняется картина основных тенденций в изменении прироста фисташки; это убеждает нас в правомерности такого рода обработки для получения нормированных величин и выявления связи прироста фисташки с изменениями метеорологических условий в период вегетации.

Для выявления влияния различных метеорологических элементов на рост фисташки были выделены годы с положительными и отрицательными аномалиями прироста. В первую выборку вошли 10 лет, когда прирост был $\leq 30\%$ многолетней нормы, во вторую — 10 лет, когда прирост был $\geq 30\%$ нормы. Они названы соответственно годами отрицательных и положительных аномалий в приросте фисташки. Априори можно было

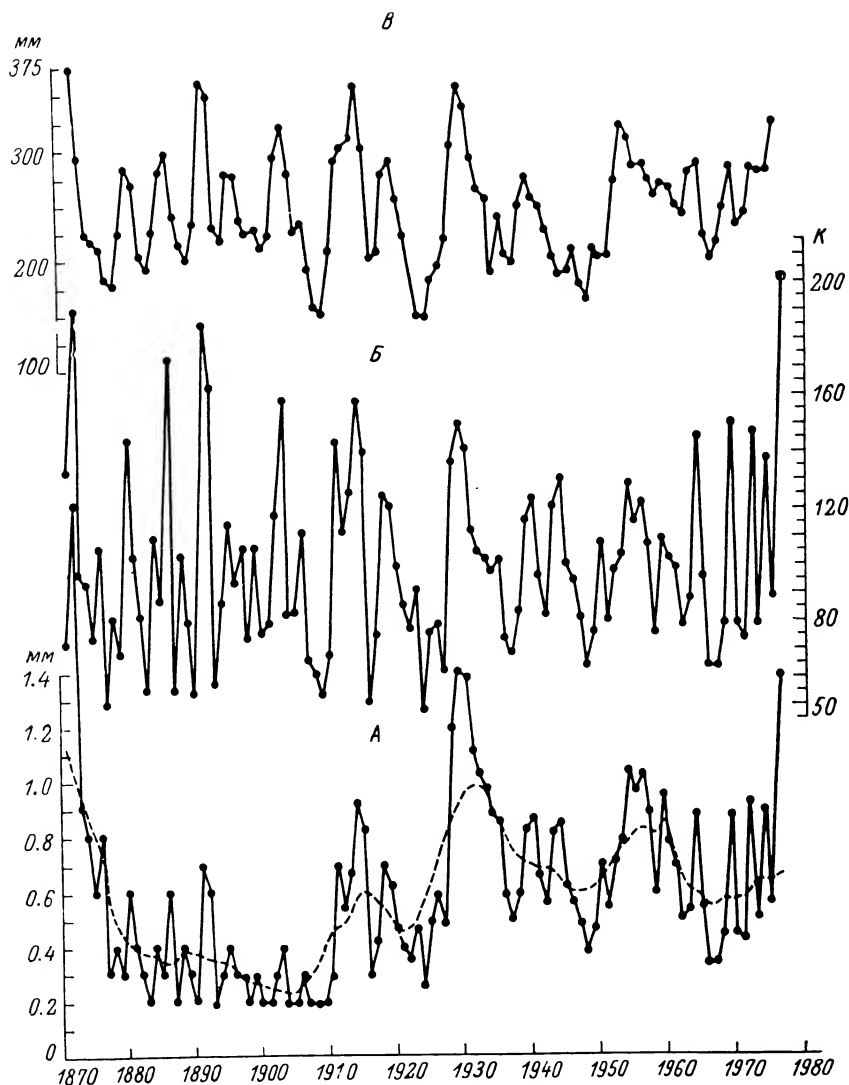


Рис. 1. Прирост фисташки *Pistacia vera* L., в мм (А), отклонения от средней скользящей многолетней нормы, в % (Б) и ход осадков, в мм (Б), восстановленных по связи прироста годичных колец сводной серии с данными наблюдений за осадками в гидрологические годы по данным метеостанции Пуль-и-Хатум.

Прерывистая кривая — ход значений 10-летней средней скользящей нормы. По оси абсцисс — годы.

предположить, что прирост фисташки зависит от осадков и температуры, однако количественных данных об их соотношении не было.

Первая прикидка показала, что в годы с противоположными аномалиями прироста при незначительных изменениях температуры осадки меняются значительно. Для подтверждения этого были построены графики, представленные на рис. 2 и 3; на них показаны кривые распределения температуры с нарастающим итогом за гидрологический год для групп лет с отрицательными и положительными аномалиями прироста (рис. 2, А). Аналогичные данные приведены для распределения осадков в районе метеостанции Пуль-и-Хатум (рис. 2, Б). В ходе кривых наблюдается совершенно незначительное преобладание сумм температур для групп лет с отрицательными аномалиями прироста. В отношении осадков проявляется существенное различие: группа с положительной аномалией прироста приходится на годы со значительно большим количеством осадков. Кроме данных по ближайшей к району исследований станции Пуль-и-Хатум, аналогичным образом были обработаны данные о температуре и осадках

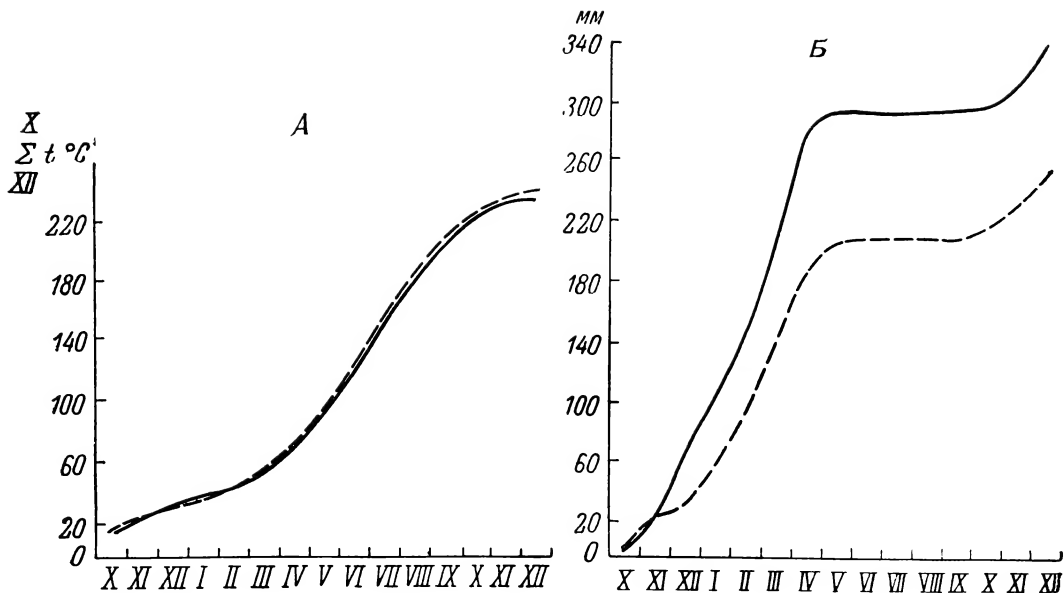


Рис. 2. А — ход среднемесячных температур с нарастающим итогом за гидрологические годы для групп лет с аномально большими (сплошная кривая) и аномально малыми (прерывистая кривая) приростах фисташки; Б — ход сумм месячных осадков, в мм, с нарастающим итогом для групп лет с аномалиями противоположного знака (обозначения те же, что на А) по данным метеостанции Пуль-и-Хатум.

Здесь и на рис. 3 и 4 по оси абсцисс — месяцы.

метеостанции Кушка, представленные на рис. 3. Из их анализа следует, что выявленная прямая связь величин прироста фисташки и осадков отражает изменения влагообеспеченности по годам в пределах большого региона и может быть использована для реконструкции увлажненности аридных территорий в прошлом.

Оценка связи прироста годовичных колец в нормированных величинах с осадками проведена на основе выборок по отдельным месяцам и по их

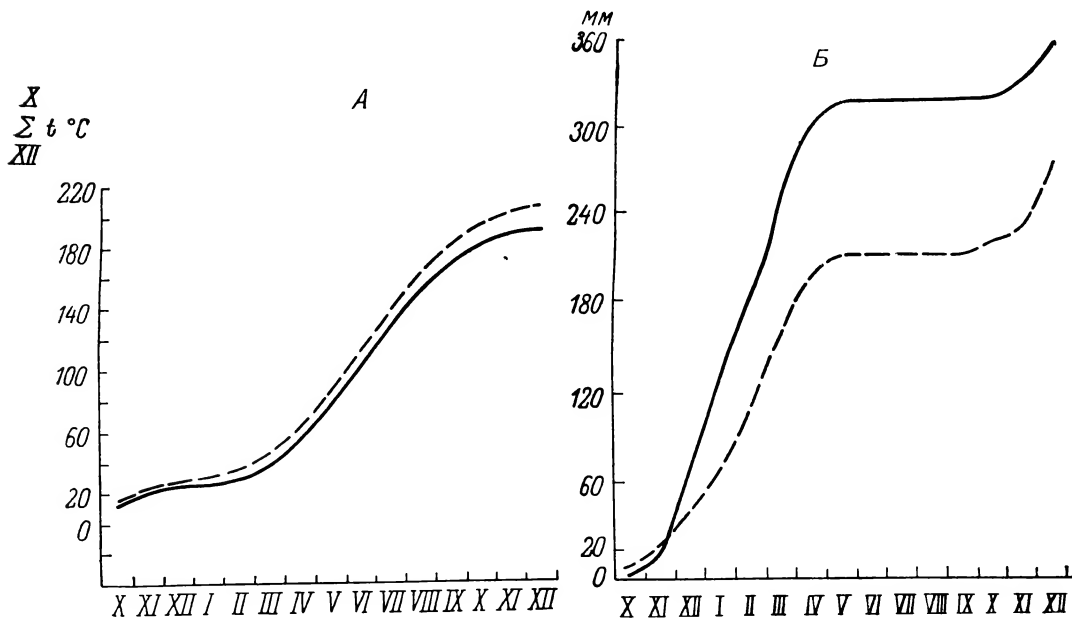


Рис. 3. А и Б — то же, что на рис. 2, для метеостанции Кушка.

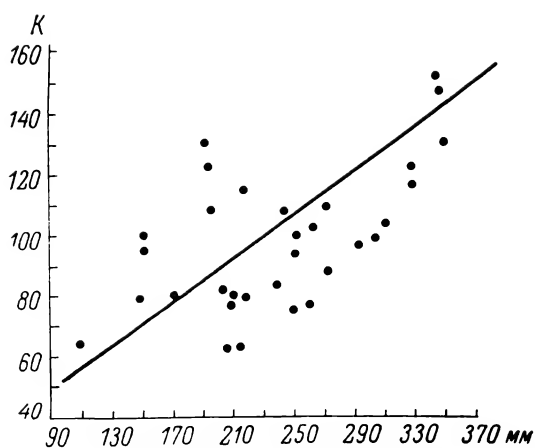


Рис. 4. График связи прироста годичных колец фисташки K (в отклонениях от многолетней нормы) и осадков за гидрологический год, в мм, по данным метеостанции Пуль-и-Хатум.

группам, однако наиболее тесная связь обнаружена с осадками, выпадающими за гидрологический год; это и послужило основанием для того, чтобы дальнейшие построения выполнить в пределах гидрологического года, хотя в принципе возможны и другие варианты.

На рис. 4 представлен график связи между приростом годичных колец фисташки и осадками за гидрологические годы, послуживший основой для реконструкции осадков за 100 лет, хотя инструментальными наблюдениями охвачен

лишь 40-летний период. Результаты, полученные по графику связи с осадками, были сглажены по формуле средней взвешенной

$$b = \frac{a + 2b + c}{4}$$

чтобы показать наиболее значимые отклонения и тенденции в изменении влагообеспеченности территории исследуемого региона. На рис. 1, B верхняя кривая описывает восстановленный ход осадков. Анализ повторяемости аномально больших и аномально малых осадков (по экстремумам положительных и отрицательных аномалий) показал, что она в среднем равна 12 годам; этот ритм по продолжительности близок к 11-летнему циклу активности Солнца и равен выявленному нами ранее ритму в изменении прироста деревьев на верхней границе леса горных районов СССР (Ловелиус, 1970, 1971, 1972а и др.). Пока не проведено детального изучения изменений прироста фисташки в связи с показателями солнечной активности, но возможно, что такое совпадение показывает на отражение в жизни деревьев процессов, связанных с глобальными перестройками климата и гелиофизических явлений. Дальнейшая обработка данных по приросту годичных колец в сравнении с характеристиками гелиофизических и геофизических процессов может дать ключ к предвидению изменений условий среды и продуктивности фитоценозов за отрезки времени, охваченные дендроиндикационными данными, значительно превышающими сроки инструментальных наблюдений.

Анализ распределения осадков в годы противоположных аномалий прироста показывает, что аномально большие приросты годичных колец наблюдаются при превышающем норму количестве осадков в октябре—январе и феврале; эта закономерность может быть использована как прогнозический признак развития фисташки в предстоящий период вегетации. Таким образом, используя данные по распределению осадков в декабре—феврале, можно прогнозировать приrost деревьев в Бадхызской заповедной роще.

Одним из важных хозяйственных мероприятий, проводимых Кушкинским лесхозом, являются посевы культур фисташки. Из опыта прошлых лет известно, что ее приживаемость в посевах сильно изменяется в зависимости от ряда условий, но наибольшее угнетение она испытывает при недостатке влаги. Для выяснения связи приживаемости фисташки в посевах с приростом взрослых деревьев было проведено сравнение прироста годичных колец в сводной серии с данными по приживаемости культур за 20 лет. Сведения по приживаемости взяты нами из материалов лесоустройств заповедника 1952 и 1967 гг. и из отчетов по инвентаризации культур; их расчет

производится путем определения отношения количества всходов к общему количеству высеванных орехов на единицу площади. Из анализа проведенных сопоставлений очевидно, что эта связь прямая и обусловлена общими факторами, ограничивающими прирост и приживаемость. Следовательно, дальнейшая разработка способов прогнозирования прироста фисташки позволит подойти к планированию лесохозяйственных мероприятий с учетом их эффективности на основе точных количественных оценок метеорологических условий и характеристик геогелиофизического фона.

Материалы настоящей статьи, на наш взгляд, свидетельствуют о перспективности использования фисташки в качестве индикатора увлажненности, а также показывают возможности дендроиндикационного метода в оценке состояния экосистем редколесий аридной зоны за последнее столетие.

Мы намеряем провести детальный анализ метеорологических условий по данным метеостанций Кушка, Серахс, Тахтабазар и Пуль-и-Хатум с тем, чтобы оценить возможности использования дендроиндикационной информации по Бадхызу для реконструкции изменений климата сопредельных территорий.

Проведение нашей работы оказалось возможным благодаря творческому содружеству сотрудников Бадхызского государственного заповедника Комитета лесного хозяйства Совета Министров Туркменской ССР и Лаборатории аридной зоны Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР.

ЛИТЕРАТУРА

- Горелова Т. Г. (1968). Распространение фисташников северо-западного Бадхыза в связи с геологическими и геоморфологическими условиями. В кн.: Тезисы докладов Всесоюзной Научной конференции по изучению и освоению пустынных территорий Средней Азии и Казахстана, секция II, Ашхабад. — Кабулов З. Е. (1971). Полиморфизм фисташки настоящей, особенности ее цветения и плодоношения в Бадхызе. Автореф. канд. дисс. Л. — Ключкин Е. А. (1959). О состоянии фисташников Бадхыза. Изв. АН ТуркмССР, сер. биол. наук, 2. — Ключкин Е. А. (1960). Влияние заморозков на фисташники Бадхыза. Изв. АН ТуркмССР, сер. биол. наук, 2. — Ключкин Е. А. (1961). О естественном возобновлении фисташников Туркменистана. Изв. АН ТуркмССР, сер. биол. наук, 3. — Ключкин Е. А. (1972). Фисташники Туркмении и их охрана. В кн.: Охрана природы в Туркменистане, 3. — Кравченко В. И. (1959). Резервы повышения урожайности фисташковых насаждений. Сельское хозяйство Туркмении, 6. — Ловелиус Н. В. (1970). Колебания прироста годичных колец хвойных на верхней границе леса в горных районах СССР. Автореф. канд. дисс. Л. — Ловелиус Н. В. (1971). Ритмическая изменчивость прироста деревьев. В кн.: Ритмичность природных явлений. Л. — Ловелиус Н. В. (1972а). Колебания прироста древесных растений в 11-летнем цикле солнечной активности. Бот. ж., 57, 1. — Ловелиус Н. В. (1972б). К методике дендроиндикационных исследований. В кн.: Изучение биогеоценозов тундры и лесотундры. Л. — Ловелиус Н. В. (1976). Изучение прироста деревьев в бассейнах основных рек СССР. В кн.: Ритмичность природных явлений. Л. — Масюкова О. А. (1962). Фенологические наблюдения за фисташкой в Бадхызском заповеднике. Изв. АН ТуркмССР, сер. биол. наук, 6. — Смольский Н. В., И. П. Смирнов. (1931). Фисташники Бадхыза. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 26, 4. — Сух И. С. (1974а). Определение возраста фисташки по диаметру ствола и ширине кроны. Изв. АН ТуркмССР, сер. биол. наук, 5. — Сух И. С. (1974б). Особенности дешифрирования по аэрофотоснимкам фисташников Бадхызского заповедника. Проблемы освоения пустынь, 3. — Шнитников А. В. (1975). Из истории озер Северного Казахстана. В кн.: Озера Казахстана и Киргизии и их история. Л. — Шнитников А. В., Н. В. Ловелиус, Л. И. Седова. (1976). Дендроиндикация внутривековой изменчивости общей увлажненности. В кн.: Озера Среднего региона (историческая изменчивость и современное состояние). Л. — Fritts C. H. (1976). Tree rings and climate.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград

и
Бадхызский государственный заповедник,
г. Кушка.

Получено 14 II 1977.

В. И. Матвеев

О ЦВЕТЕНИИ РЯСОК (LEMNACEAE)
В ВОДОЕМАХ ЗАВОЛЖЬЯV. I. MATVEEV. ON THE FLOWERING OF DUCKWEEDS (LEMNACEAE)
IN WATERBODIES OF TRANS-VOLGA TERRITORIES

Сем. рясковые (*Lemnaceae*) представляет собой крайне своеобразную группу цветковых растений, характеризующуюся высшей степенью редукции тела.

Практическое значение рясок весьма велико. Они служат пищей для многих обитателей вод, играют значительную роль в круговороте веществ в водоемах. Обладая огромной энергией вегетативного размножения, эти растения в короткий промежуток времени могут занять большие площади водной поверхности. По наблюдениям малярийной станции в г. Изюме, массовое размножение рясок угнетает развитие личинок комаров (Воронихин, 1953). Извлеченные из воды ряски могут служить питательным кормом для многих сельскохозяйственных животных (Ларин и др., 1950).

Естественно, что различные стороны жизни рясок издавна привлекали пристальное внимание исследователей (Кауфман, 1886; Gurru, 1894; Ростовцев, 1905; Mendiola, 1919; Аржанов, 1920; Степанова, 1928, 1932; White, 1936; Gilbert, 1937; Ростовцева, 1967; Касинов, 1968; Иванова, 1970 и др.).

Представители сем. *Lemnaceae* широко распространены в водоемах СССР. На территории европейской части нашей страны очень обычными являются *Lemna minor* L., *L. trisulca* L. и *Spirodela polyrrhiza* (L.) Schleid., редки *Lemna gibba* L. и *Wolffia arrhiza* (L.) Horkel ex Wimm. (Станков, Талиев, 1957; Маевский, 1964).

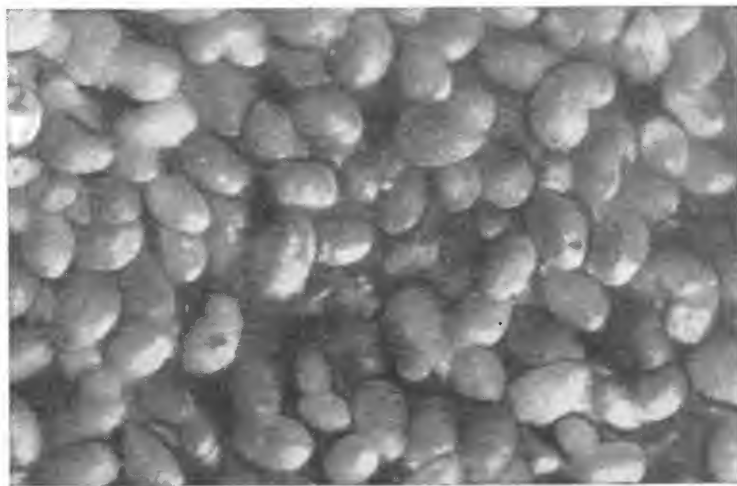
Согласно литературным данным, даже наиболее широко распространенные у нас виды рясок, такие как *Lemna minor*, *L. trisulca* и *Spirodela polyrrhiza*, цветут очень редко (Кауфман, 1886; Ростовцев, 1905; Маевский, 1964, и др.); в связи с этим факты их цветения обычно отмечаются в печати. По данным Лютера (Luther, 1947—1948), в пределах Финляндии с 1895 по 1947 г. было отмечено 33 случая цветения рясок. В Польше известно о двух фактах их цветения (Czorek, 1960). После Октябрьской революции для средней полосы европейской части СССР отмечено всего несколько случаев цветения различных видов ряски (Булавкина, 1925; Жуковский, 1948; Доброхотова, 1949; Матвеев, 1963; Иванова, 1970, 1972).

Таким образом, наши наблюдения за цветением рясок на территории Куйбышевского и Саратовского Заволжья могут представлять определенный интерес.

Ниже приводим краткие сведения о цветении отдельных видов рясок.

***Lemna gibba* L.** Цветущая ряска горбатая была найдена 21 VI 1962 в одном из степных прудов около с. Красная Речка (Дергачевский район Саратовской области). Некоторые из цветущих растений находились на переувлажненных берегах, тогда как основная масса их плавала на поверхности воды. Глубже 80—100 см цветущие особи практически отсутствовали. Одинаково хорошо цвели как крупные хорошо развитые, так и мелкие растения. Число цветущих рясок доходило до 167 на 1 м². Помещенные в аквариум растения продолжали цвести до 12 VIII. Несмотря на тщательные поиски, плодов мы не обнаружили.

***Lemna minor* L.** Цветение ряски малой нам приходилось наблюдать неоднократно (23 VII 1967, 28 VII 1971, 3 VIII 1974) на Нижнем пруду Куйбышевского ботанического сада, расположенного в черте г. Куйбышева (см. рисунок). В летнее время в этом водоеме стоячая вода; берега его сильно заросли деревьями и кустарниками, исключаящими волнение



Массовое цветение *Lemna minor* L. в пруду Куйбышевского ботанического сада.

воды. В первом случае цветение продолжалось 34 дня, во втором и третьем — соответственно 29 и 31 день (с начала наблюдения). Даже во время массового цветения при самом тщательном осмотре отцветших растений обнаружить плоды нам не удалось.

***Lemna trisulca* L.** Цветение ряски трехдольной на территории Заволжья нами было отмечено дважды. 17 VII 1966 цветущие растения были найдены в сильно заросшей старице, расположенной на первой надпойменной террасе р. Б. Кинель около с. Моховое (Кинельский район Куйбышевской области).

Второе местонахождение цветущей ряски трехдольной было обнаружено в одном из многочисленных озер поймы р. Самары в окрестностях с. Смышляевка (Волжский район Куйбышевской области). Цветение наблюдалось 30 VIII 1969. В. М. Катанская (1970) отмечает, что этот вид ряски наиболее обильно развивается в водоемах, находящихся под сильным воздействием человека, и относит его к синантропным. Действительно, оба названные водоема часто посещаются местным населением.

Все цветущие особи находились в хорошо прогреваемых, защищенных от ветра мелководьях с глубиной воды 50—60 см. Вегетативные пластинки (филлоклады) отличались от несущих цветки более крупными размерами и менее интенсивной бледно-зеленой окраской. Пластинки с цветками плавали на поверхности воды. Некоторое количество их находилось на переувлажненных топких берегах.

***Spirodela polyrrhiza* (L.) Schleid.** Цветущий многокоренник был отмечен 17 VII 1965 в старице р. Б. Кинель около с. Моховое вместе с описанной выше цветущей ряской трехдольной. Цветли растения, плававшие на поверхности воды и находившиеся на переувлажненных берегах. По сравнению с ряской трехдольной число цветущих особей многокоренника было незначительным.

На наш взгляд, ряски цветут наиболее часто в водоемах с застойной водой, в мелководье, в местах, хорошо защищенных от ветров и вызываемого ими волнения воды. Дожди, чередующиеся с сухими жаркими днями, вызывают изменение температуры воздуха и воды, что также способствует цветению этих растений.

ЛИТЕРАТУРА

- А р ж а н о в С. П. (1920). Среди вод и болот. — Б у л а в к и н а А. (1925). Дополнения к статье Э. А. Шпора: Некоторые данные о цветении рясок. Изв. Гл. бот. сада, 8. — В о р о н и х и н Н. П. (1953). Растительный мир континентальных водоемов. — Д о б р о х о т о в а К. В. (1949). Цветение ряски в водоемах дельты р. Волги. Природа, 10. — Ж у к о в с к и й А. В. (1948). Биология цветения ряски. Уч. зап. Молотовск. пед. инст., 11. — И в а н о в а И. Е. (1970). Некоторые особен-

ности цветения и опыления рясок (*Lemnaceae* S. Gray). Бот. ж., 55, 5. — И в а н о в а И. (1972). Самый маленький цветок в мире. Наука и жизнь, 5. — К а с и н о в В. Б. (1968). Взаимодействие материнского и дочернего щитков в процессе роста колонии ряски *Lemna minor* L. Бот. ж., 53, 11. — К а т а н с к а я В. М. (1970). Растительность степных озер Северного Казахстана и сопредельных с ним территорий. В кн.: Озера семиаридной зоны СССР. — К а у ф м а н Н. Н. (1886). Ряска. Изв. Моск. общ. любит. естествозн., 3, 2. — Л а р и н И. В., Ш. М. А г а б а б я н, Т. А. Р а б о т н о в и др. (1950). Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР. — М а е в с к и й П. Ф. (1964). Флора средней полосы европейской части СССР. — М а т в е е в В. И. (1963). О цветении ряски *Lemna gibba* L. Бот. ж., 48, 2. — Р о с т о в ц е в З. П. (1967). Органогенез и особенности анатомического строения *Wolffia arrhiza* (L.) Wimm. в вегетативном периоде ее жизни. Бот. ж., 52, 8. — С т а н к о в С. С., В. И. Т а л и е в. (1957). Определитель высших растений европейской части СССР. — С т е п а н о в а В. С. (1928). Влияние покрова ряски на водоем. Тр. Ленингр. общ. естествоиспыт., 6, 1. — С т е п а н о в а В. С. (1932). Скорость вегетативного роста ряски. Бот. ж., 17, 5—6. — Ш п о р Э. (1915). Некоторые данные о цветении рясок. Тр. Костромск. научн. общ. по изучению местного края, 4. — С з о р е к М. (1960). Ekologicznofisiologiczne badania nad Zakwitaniem gatunkow z rodziny *Lemnaceae*. Wiadom. bot., 4, 3—4. — G i l b e r t H. C. (1937). *Lemnaceae* in flower. Science, 86. — G у р р у Н. В. (1894). On the habits of *Lemna minor*, *L. gibba* and *L. polyrrhiza*. J. Linn. Soc., 30. — L u t h e r H. (1947—1948). Die Funde von blühenden Lemnaceen in Finnland. Memoranda societatis pro fauna et fennica, 24. — М е н д и о л а N. B. (1919). Variation and selection within clonal lines of *Lemna minor*. Genetics, 4, 2. — W h i t e H. L. (1936). The interaction of factors in the growth of *Lemna*. Ann. Bot., 50.

Куйбышевский
государственный педагогический
институт.

Получено 27 I 1977.

УДК 581.84 : 581.4 : 581.47 : 582 734

В. В. Старикова

МОРФОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ОРЕШКОВ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ *ROSA* (СЕМ. *ROSACEAE*)

V. V. S T A R I K O V A. MORPHOLOGO-ANATOMICAL CHARACTERIZATION
OF NUTLETS OF SOME *ROSA* SPECIES (*ROSACEAE*)

Дана характеристика морфологических и анатомических признаков околоплодника семи видов *Rosa*. При общем плане анатомического строения перикарпа изученных видов роз у них отмечены следующие различия: 1) разная общая толщина околоплодника; 2) неодинаковая мощность кутикулы; 3) разное количество рядов эпидермальных клеток; 4) различные форма и размер клеток, образующих мезокарп; 5) неодинаковая толщина мезокарпа и эндокарпа.

Анатомо-карпологическому методу придается большое значение в систематике некоторых семейств и родов (Алявдина, 1931; Билимович, 1935; Зажурило, 1935; Козо-Полянский, 1950; Кнорринг, Тамамшян, 1953; Матиенко, 1963; Инина, 1968; Перестова, 1970, и др.). Кроме того, данные, полученные этим методом, представляют практический интерес.

В предыдущей работе (Старикова, 1973) мы дали морфолого-анатомическую характеристику орешков пяти видов рода *Rosa*, который в этом плане мало изучен. В настоящем сообщении дается описание морфологических и анатомических признаков орешков еще 7 видов этого рода. Методика работы описана ранее (Старикова, 1973, 1975).

Орешки изученных видов характеризуются следующими морфологическими особенностями.

Rosa tomentella Lehmann. — Плодики сердцевидные, красно-бурые, поверхность их ребристая, матовая, средняя длина — 4.1, ширина — 2.7 мм.

Rosa tomentosa Smith. — Орешки яйцевидные, бурые, поверхность их немного ребристая, блестящая, средняя длина — 3.8, ширина — 2.6 мм.

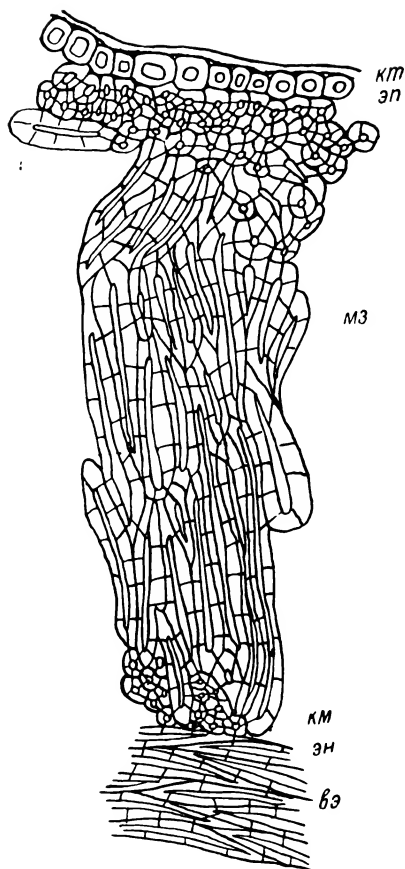


Рис. 1. Поперечный срез околоплодника *Rosa tomentella* Lehmann.

Здесь и на рис. 2—7: кп — кутикула, эп — эпидерма, мз — мезокарп, эн — эндокарп, кж — каменистые клетки, вэ — внутренний слой эндокарпа.

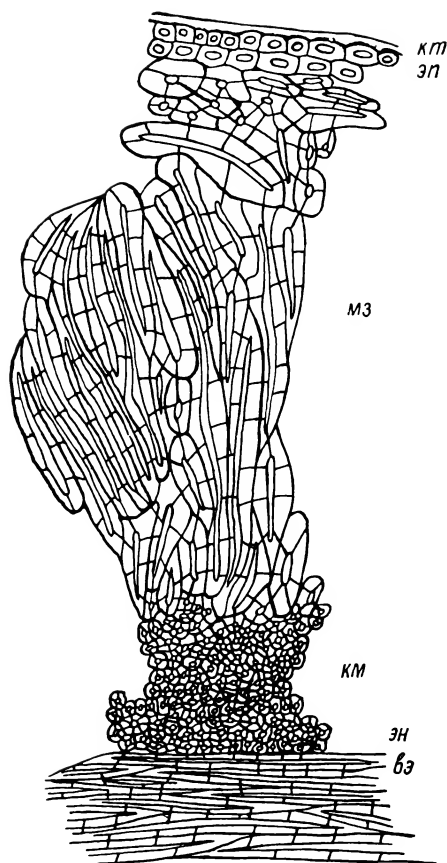


Рис. 2. Поперечный срез околоплодника *Rosa tomentosa* Smith.

Rosa rubiginosa L. — Орешки темно-коричневые, яйцевидно-сердцевидные, поверхность округлая или слабо угловатая, немного блестящая, средняя длина — 4.4, ширина — 2.2 мм.

Rosa coriifolia Fries. — Плодики красно-бурые, яйцевидные или сердцевидные, поверхность их угловато-ребристая, блестящая, средняя длина — 4.1, ширина — 2.4 мм.

Rosa amblyotis C. A. Mey. — Орешки сердцевидные или яйцевидные, терракотовые, поверхность их округлая, немного блестящая, средняя длина — 4.0, ширина — 2.0 мм.

Rosa gallica L. — Плодики бледно-терракотовые, округлые, немного сжаты вдоль шва, матовые, средняя длина их — 3.6, ширина — 2.6 мм.

Rosa alpina L. — Орешки кирпично-бурые, яйцевидные, поверхность их округлая, немного блестящая, средняя длина — 5.5, ширина — 3.5 мм.

Изучение процесса развития плодиков шиповника на примере *Rosa rugosa* Thunb. (Старикова, 1975) позволило точнее определить границы слоев перикарпа.

В околоплоднике зрелых орешков роз ясно различаются 3 слоя: экзокарп, образованный одним или двумя рядами эпидермальных клеток, оболочки которых пропитаны кутином и имеют хорошо выраженный кутикулярный слой; мезокарп различной мощности; двуслойный эндокарп. Перикарп состоит из склеренхимной ткани, представленной различными склереидами (Эсау, 1969), которые отличаются формой, размерами и тол-

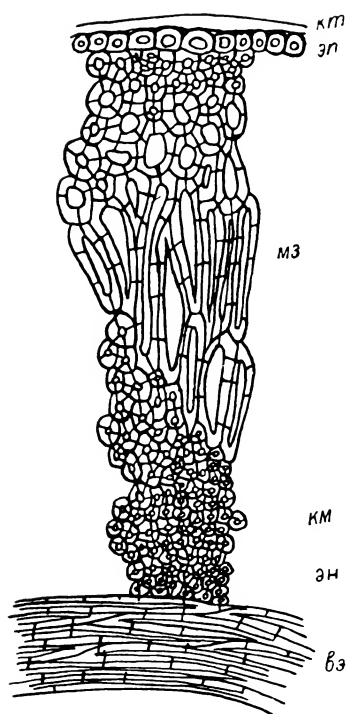


Рис. 3. Поперечный срез околоплодника *Rosa rubiginosa* L.



Рис. 4. Поперечный срез околоплодника *Rosa coriifolia* Fries.

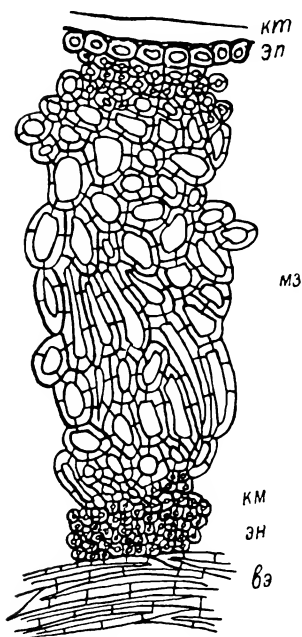


Рис. 5. Поперечный срез околоплодника *Rosa amblyotis* C. A. Mey.

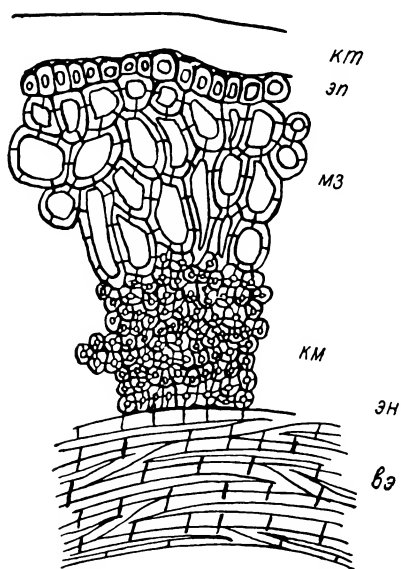


Рис. 6. Поперечный срез околоплодника *Rosa gallica* L.

щиной оболочек. Все клетки мезокарпа и эндокарпа одревесневшие, с хорошо выраженной слоистостью оболочек и многочисленными порами.

Rosa tomentella Lehmann. (рис. 1). Перикарп очень мощный. Экзокарп состоит из одного ряда крупных толстостенных эпидермальных клеток, покрытых тонким слоем кутикулы. Мезокарп образует основную толщу околоплодника. Его клетки неоднородные: под эпидермой находятся крупные округлые клетки с сильно утолщенными оболочками, дальше идет слой, состоящий из удлиненных склереид, вытянутых в поперечном направлении. Эндокарп двуслойный: непосредственно с мезокарпом граничит слой мелких каменистых клеток, у данного вида он выражен слабо; внутренний слой эндокарпа, выстилающий полость гнезда плодика, состоит из очень узких склереид, вытянутых в продольном направлении.

Rosa tomentosa Smith. (рис. 2). Перикарп значительной толщины. Экзокарп представлен двумя рядами крупных эпидермальных клеток с небольшим кутикулярным слоем. Мезокарп имеет почти такое же строение, как и у предыдущего вида. Эндокарп, состоящий из хорошо выраженных двух слоев, здесь более мощный, что обусловлено хорошо развитым слоем каменистых клеток.

Rosa rubiginosa L. (рис. 3). Один ряд толстостенных эпидермальных клеток образует экзокарп. Его кутикулярный слой, как и у предыдущего вида, небольшой толщины. Мезокарп состоит из крупных склеренхимных клеток двух форм — округлых и вытянутых в поперечном направлении. Эндокарп занимает больше трети всей толщины околоплодника и имеет типичное строение; он состоит из хорошо развитого слоя каменистых клеток и слоя узких склереид.

Rosa coriifolia Fries. (рис. 4). Перикарп довольно мощный. Экзокарп с толстым кутикулярным слоем, состоит из 1—2 рядов мелких эпидермальных клеток. Мезокарп неоднороден. Под эпидермой находится слой каменистых клеток, другую часть мезокарпа образуют крупные склереиды округлой и удлиненной форм. Эндокарп, как у предыдущего вида.

Rosa amblyotis C. A. Mey. (рис. 5). Околоплодник значительной толщины, с хорошо выраженным слоем кутикулы. Экзокарп из одного ряда эпидермальных клеток. Мезокарп мощный, состоит из крупных толстостенных клеток неправильной округло-угловатой формы, только под экзокарпом расположены 3—4 ряда каменистых клеток. Эндокарп типичный, двуслойный, но менее развит, чем мезокарп.

Rosa gallica L. (рис. 6). Экзокарп, состоящий из одного ряда крупных эпидермальных клеток, покрыт кутикулой значительной толщины. Мезокарп из однородных крупных округло-угловатых клеток. Двуслойный эндокарп мощный и составляет половину всей толщины околоплодника.

Rosa alpina L. (рис. 7). Перикарп большой толщины. Экзокарп представлен одним рядом крупных эпидермальных клеток и покрыт тонким слоем кутикулы. Мезокарп образует основную массу околоплодника, он состоит из однородных крупных толстостенных клеток округлой формы.

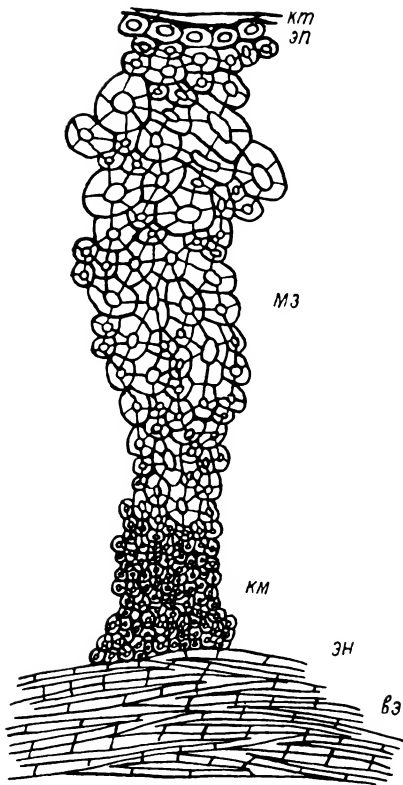


Рис. 7. Поперечный срез околоплодника *Rosa alpina* L.

Эндокарп типичного строения, хорошо развит и занимает около трети толщины перикарпа.

На основе сказанного можно сделать следующие выводы.

1. Орешки изученных видов *Rosa* различаются морфологически и анатомически.

2. Перикарп у них имеет общий план строения: экзокарп представлен одним-двумя рядами клеток эпидермы с хорошо выраженным слоем кутикулы; мезокарп состоит из склеренхимы, клетки которой имеют мощные одревесневшие оболочки; двуслойный эндокарп образован наружным кольцом каменных клеток и внутренним слоем склерид, вытянутых в продольном направлении.

3. При общем плане анатомического строения перикарп у изученных видов роз отличается по следующим признакам: толщина в целом; толщина кутикулы; количество рядов эпидермальных клеток, их размеры, форма; размеры клеток мезокарпа; толщина мезокарпа и эндокарпа.

ЛИТЕРАТУРА

- А л я в д и н а А. А. (1931). Значение плодов и семян для систематики семейства *Cruciferae*. Ж. Русск. бот. общ., 16, 1. — Б и л и м о в и ч О. Ф. (1935). Значение анатомии околоплодника *Labiatae* для их систематики. Тр. Воронежск. унив., 7. — З а ж у р и л о К. К. (1935). Современные проблемы анатомии в карпологии. Тр. Воронежск. унив., 7. — И н и н а И. П. (1968). Значение анатомии околоплодника для систематики рода *Ajuga* L. Автореф. канд. дисс. Л. — К н о р р и н г О. Э., С. Г. Т а м а м ш я н. (1953). Значение анатомических признаков плода в систематике сложноцветных. Бот. ж., 38, 6. — К о з о - П о л я н с к и й Б. М. (1950). Значение различных методов в систематике растений. Проблемы ботаники, 1. — М а т и е н к о Б. Т. (1963). Микрокарпология тыквенных. Анатомия плодов бешеного огурца и момордики. Бот. ж., 48, 9. — П е р е с т о в а Т. А. (1970). Морфолого-анатомическая характеристика перикарпия семян диких видов *Helianthus*. Бот. ж., 55, 8. — С т а р и к о в а В. В. (1973). Морфолого-анатомическая характеристика некоторых видов *Rosa*. Бот. ж., 58, 6. — С т а р и к о в а В. В. (1975). Анатомо-морфологическая характеристика орешков *Rosa rugosa* Thunb. в процессе их развития. Бот. ж., 60, 4. — Э с а у К. (1969). Анатомия растений.

Ульяновский государственный
педагогический институт.

Получено 16 III 1976.

УДК 576.312.32/38 : 582.683.2

В. В. Бочанцева

ХРОМОСОМНЫЕ ЧИСЛА ДВУХ ВИДОВ СЕМ. *CRUCIFERAE*

V. V. B O C Z A N T Z E V A. CHROMOSOME NUMBERS OF TWO SPECIES
FROM THE FAMILY *CRUCIFERAE*

Во время поездки в Казахстан в 1976 г. в Восточном Прибалхашье мною было собрано своеобразное крестоцветное, эндемичное для этой территории. Раньше его называли *Farsetia spathulata*, а недавно я описала это растение в качестве нового монотипного рода *Astrotricha*. Однако оказалось, что уже давно существует род *Astrotricha* DC. Эти два названия, хотя и отличаются в написании, считаются омонимами по статье 75 «Международного кодекса ботанической номенклатуры», поэтому в соответствии со статьей 64 «Кодекса» моему позднее описанному роду присваивается другое название.

Pterygostemon V. Boczantzeva nom. nov. — *Astrotricha* V. Boczantzeva, 1976, Бот. журн. 61, 7 : 930, nom. illeg., non *Astrotricha* DC. (1829).

Pterygostemon spathulatus (Kar. et Kir.) V. Boczantzeva comb. nov. — *Farsetia spathulata* Kar. et Kir. 1842, Bull. Soc. Nat. Moscou, 15, 1 : 149. — *Fibigia spathulata* (Kar. et Kir.) B. Fedtsch. 1915, Раст. Туркест. : 463. —

Asterotricha spathulata (Kar. et Kir.) V. Boczantzeva, 1976, Бот. журн. 61, 7: 931, nom. illeg.

Лепестки *P. spathulatus* в самом начале цветения светло-желтые, а в конце — красновато-фиолетовые.

В том же 1976 г. в Восточном Казахстане М. С. Байтенов собрал и любезно передал мне гербарные образцы другого крестоцветного, распространенного на севере Казахстана и юго-западе Западной Сибири. Это была *Berteroa spathulata* (Steph.) С. А. Мей.

Для определения хромосомных чисел семена обоих видов удалось прорастить в лабораторных условиях в чашках Петри на влажной фильтровальной бумаге при температуре 23—25°. Кончики корней проростков фиксировались в смеси Навашина с последующей обработкой по обычной цитологической методике. Микротомные срезы толщиной 12—14 мкм окрашивались железным гематоксилином по Гайденгайну. Подсчет чисел хромосом производился в клетках меристемы корней при увеличении 10×90 с масляной иммерсией. В результате исследования впервые установлены числа хромосом этих таксонов.

1. *Berteroa spathulata*, $2n=16$.

Г е р б а р н ы е э к з е м п л я р ы: Восточный Казахстан, Калбинский хребет (центральная часть), каменисто-щебнистые склоны сопок, 19 VI 1976, пл., М. С. Байтенов (LE).

2. *Pterygostemon spathulatus*, $2n=16$.

Г е р б а р н ы е э к з е м п л я р ы: Казахстан, восточное Прибалхашье, горы Арганаты, сланцы, каменистые склоны, 29 V 1976, п° 1058, цв. и пл., В. П. и В. В. Бочанцевы (LE).

Ленинградский
государственный университет.

Получено 19 III 1977.

УДК 581.9 (470.333)

А. Д. Булохов

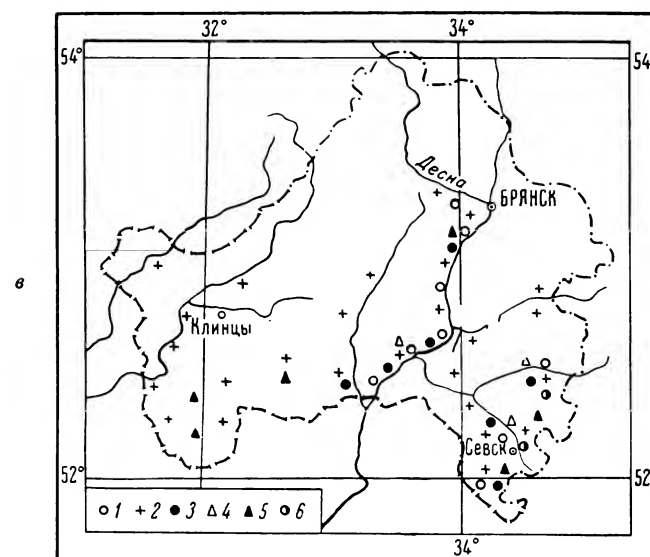
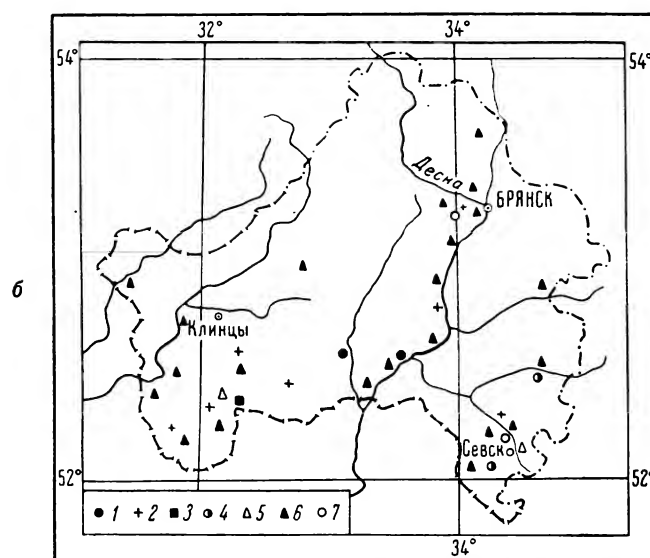
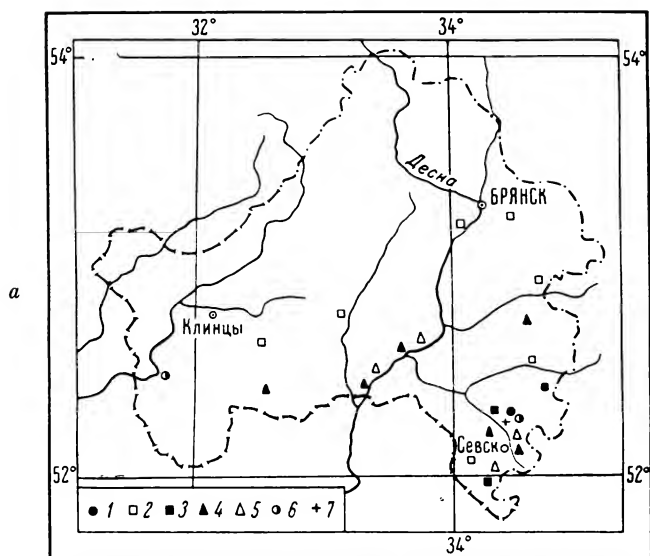
СТЕПНЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ ВО ФЛОРЕ БРЯНСКОЙ ОБЛАСТИ

A. D. BULOCHOV. STEPPE ELEMENTS IN THE FLORA
OF BRYANSK DISTRICT

Проведен анализ распространения степных видов на территории Брянской области. Отмечена их приуроченность к различным типам ландшафтов. На основе изучения границ ареалов и роли степных видов сделан вывод о необоснованном отнесении юго-восточной части области к подзоне лесостепи. Остепненные сообщества рассматриваются как участки экстразональной растительности.

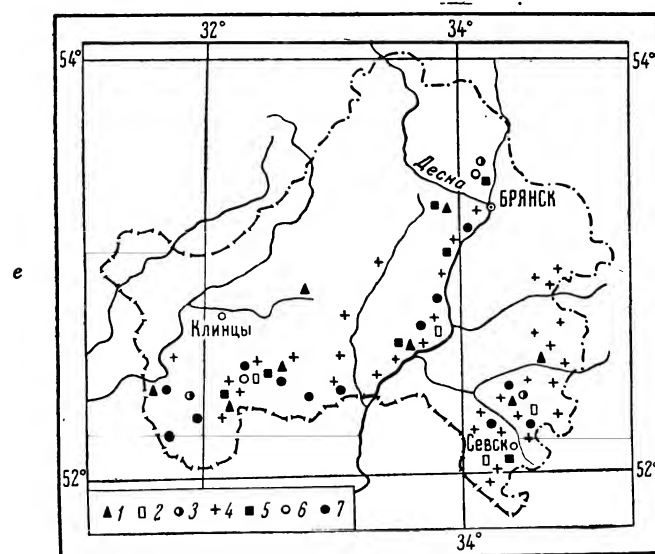
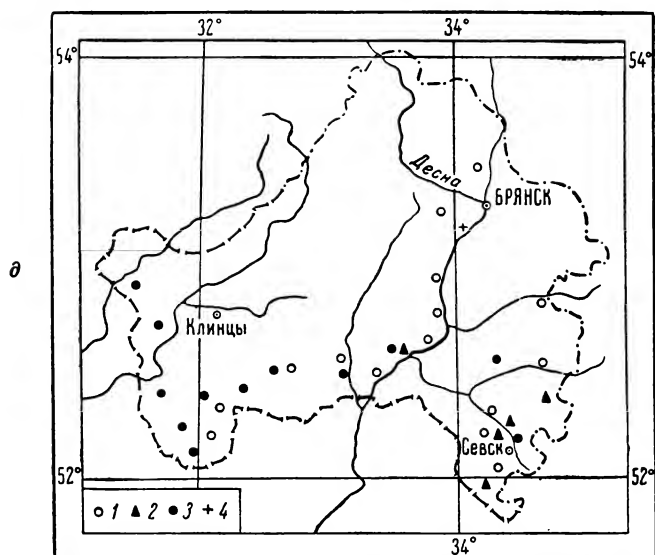
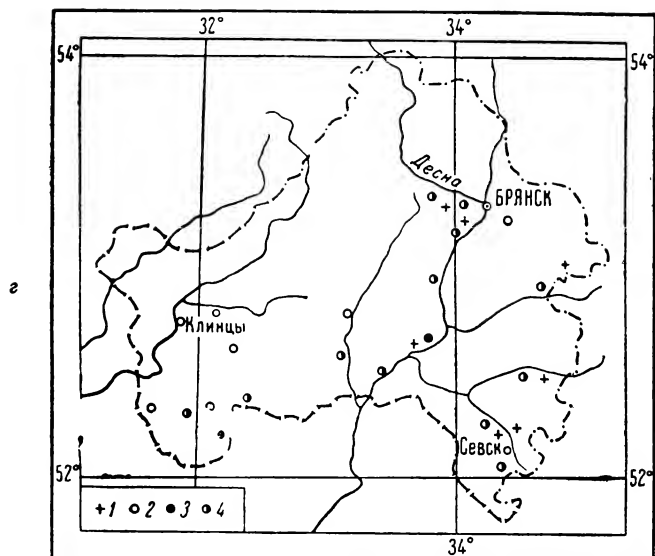
До сих пор нет четкого представления о распространении и роли степных видов во флоре и растительном покрове Брянской области, не совсем ясно и зональное положение ее юго-восточной части. Б. В. Гроздов (1947, 1950), принимая во внимание незначительную облесенность юго-восточных районов области и наличие здесь степных видов, относит эти районы к подзоне лесостепи. Г. А. Толчаин (1967) и Н. С. Миллер (1971) включают в подзону лесостепи не только юго-восточную, но и центральную часть области. Согласно «Физико-географическому районированию Нечерноземного центра» (1963), юго-восточная часть Брянской области также входит в подзону лесостепи, хотя зональными типами растительности в этой области являются широколиственные леса (Лавренко, 1956). А. К. Пастернак (1967) относит всю территорию области к лесной зоне.

Как указывает Е. М. Лавренко (1968), важным исходным материалом для установления флористических и геоботанических границ являются

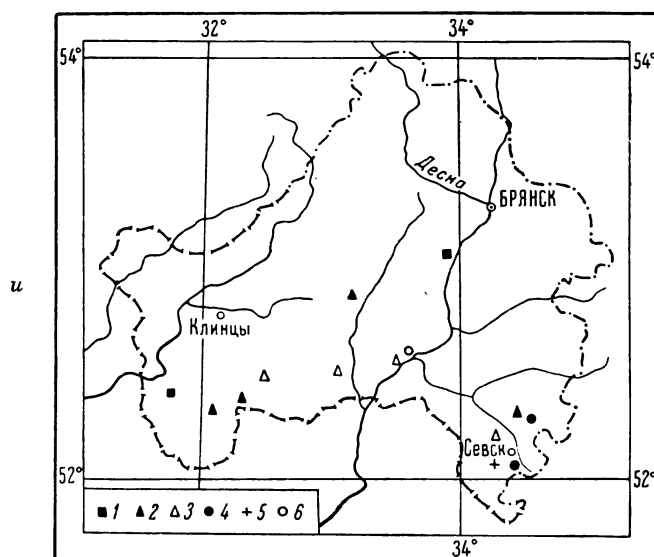
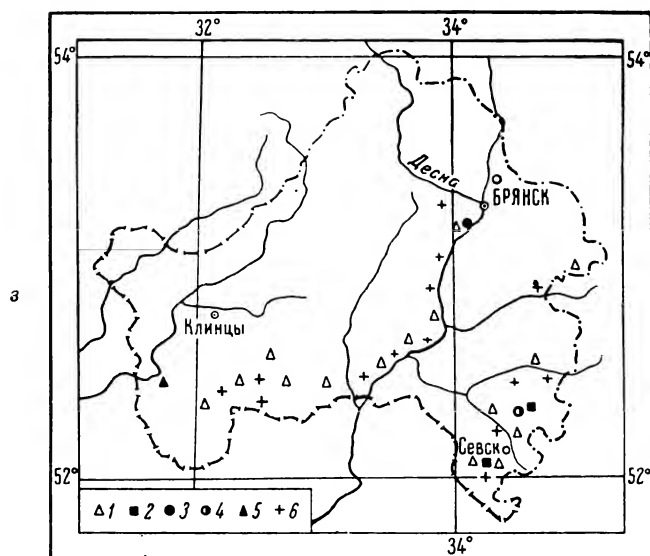
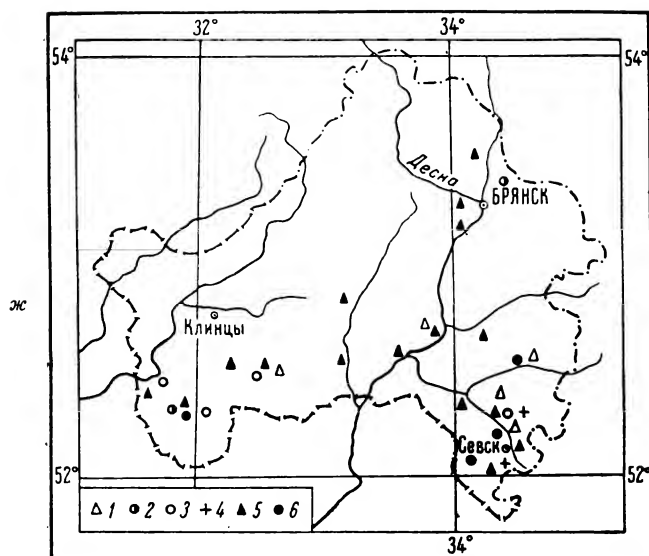


Местонахождения степных видов на территории Брянской области.

a: 1 — *Carex humilis*, 2 — *Avenochloa pubescens*, 3 — *A. schelliana*, 4 — *Elytrigia intermedia*, 5 — *Festuca rupicola*, 6 — *Poa bulbosa*, 7 — *Stipa pennata*; б: 1 — *Adonis vernalis*, 2 — *Anemone sylvestris*, 3 — *Clematis recta*, 4 — *Ranunculus illyricus*, 5 — *Pulsatilla pratensis*, 6 — *Potentilla alba*, 7 — *P. hep-*



taphylla; e: 1 — *Astragalus cicer*, 2 — *Chamaecytisus ruthenicus*, 3 — *Onobrychis arenaria*, 4 — *Oxytropis pilosa*, 5 — *Trifolium fragiferum*, 6 — *Vicia pisiformis*; e: 1 — *Eryngium planum*, 2 — *Peucedanum cervaria*, 3 — *P. alsaticum*, 4 — *Seseli annuum*; d: 1 — *Nonea pulla*, 2 — *Echium russicum*, 3 — *Pseudolysimachion incanum*, 4 — *Veronica prostrata*; e: 1 — *Ajuga genevensis*, 2 — *Phlomis tuberosa*, 3 — *Prunella grandiflora*, 4 — *Salvia pratensis*, 5 — *S. verticillata*, 6 — *Siderites montana*, 7 — *Stachys*



recta; ж: 1 — *Achillea nobilis*, 2 — *Aster amellus*, 3 — *Chondrilla juncea*, 4 — *Inula hirta*, 5 — *Pyrethrum corymbosum*, 6 — *Scorzonera purpurea*; з: 1 — *Scabiosa ochroleuca*, 2 — *Linum flavum*, 3 — *L. perenne*, 4 — *Allium flavescens*, 5 — *Kochia laniflora*, 6 — *Lavatera thuringiaca*; и: 1 — *Sedum stepposum*, 2 — *Cruciata glabra*, 3 — *Iris aphylla*, 4 — *Hypericum elegans*, 5 — *Dianthus armeria*, 6 — *D. pseudarmeria*.

ареалы растений, как доминирующих в растительном покрове, так и встречающихся в меньшем количестве, но распространенных в плакорных условиях.

Целью нашего исследования было изучение границ ареалов и роли степных видов на территории Брянской области. Мы выбрали виды, приуроченные к степным территориям Европы и Сибири, имеющие, как правило, в Брянской области северные и северо-западные границы их ареалов. Проанализировано распространение 62 видов, местонахождение 53 из них указано на картах (см. рисунок, а—и).

Данные о местонахождениях видов были собраны во время экспедиционных поездок по области в 1972—1975 гг., использованы также гербарные материалы кафедры ботаники Новозыбковского педагогического института и литературные источники о флористических находках в Брянской области (Хитрово, 1925; Виноградов, 1937; Рыбаков, 1955; Алексеев и др., 1975; Босек, 1975).

В вопросе о классификации типов ареалов степных видов имеются разногласия; они связаны с различным пониманием и наименованием географических элементов степной флоры, а также с тем, что содержание и объем понятий «флористическая область» и особенно «флористическая провинция» недостаточно определенные (Крашенинников, 1925; Braun-Blanquet, 1928; Гроссгейм, 1936; Лавренко, 1940; Meusel, 1943; Meusel et al., 1965; Тахтаджян, 1970).

К понтийскому типу, следуя Лавренко (1940), мы относим ареалы видов, охватывающие европейскую часть степной зоны от Румынии до Урала и изолированно встречающихся в Мугоджарах. К сарматскому типу, по А. А. Гроссгейму (1936), отнесены ареалы, занимающие восточную часть Понтийской провинции в смысле И. М. Крашенинникова (1925). Они начинаются обычно за Волгой, реже к западу от Волги, иногда за Доном и охватывают степные части западной и восточной Сибири.

По характеру распространения на территории области степные виды могут быть разделены на три группы.

Юго-восточная группа — виды, распространенные на крайнем юго-востоке и востоке Брянской области, в пределах ландшафтов лёссовых плато Среднерусской Окско-Деснинской провинции. Флора этих ландшафтов, наиболее древних на территории области, представляет большой интерес. Виды этой группы наиболее многочисленны: *Carex humilis* Leyss.,¹ *Avenochloa pubescens* (Huds.) Holub, *A. schelliana* (Hack.) Holub, *Elytrigia intermedia* (Host.) Nevski, *Festuca rupicola* Heuff., *Stipa pennata* L. (см. рисунок, а), *Ranunculus illyricus* L., *Pulsatilla pratensis* (L.) Mill., *Potentilla heptaphylla* L. (см. рисунок, б), *Astragalus cicer* L., *Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. ex Woloszcz.) Klaskova, *Onobrychis arenaria* (Kit.) DC., *Oxytropis pilosa* (L.) DC., *Trifolium fragiferum* L., *Vicia pisiformis* L. (см. рисунок, в), *Ajuga genevensis* L., *Phlomis tuberosa* L., *Salvia pratensis* L., *Stachys recta* L. (см. рисунок, г), *Achillea nobilis* L., *Inula hirta* L., *Scorzonera purpurea* L. (см. рисунок, ж), *Scabiosa ochroleuca* L., *Linum flavum* L., *Allium flavescens* Bess., *Lavatera thuringiaca* L., *Dianthus armeria* L., *Hypericum elegans* Steph. ex Willd. (см. рисунок, и).

Обычно эти виды приурочены к склонам балок, оврагов и коренным берегам рек, где образуют участки остепненных лугов. Только в пределах ландшафтов лёссовых плато отмечены *Carex humilis*, *Avenochloa schelliana*, *Stipa pennata*, *Ranunculus illyricus*, *Oxytropis pilosa*, *Dianthus armeria*, *Linum flavum*, *Hypericum elegans*.

Центральная группа — виды, распространенные в центральной части области, в пределах ландшафтов ополей Днепровско-Деснинской провинции. Виды этой группы приурочены к крутым склонам и меловым обнажениям коренных берегов рек Десны, Беседи и их притокам, а также к склонам балок и оврагов юго-восточной экспозиции. Для этой

¹ Латинские названия растений приведены по «Флоре СССР» и «Своду дополнений и изменений к „Флоре СССР“ (тт. I—XXX)» С. К. Черепанова (1973).

группы характерны *Adonis vernalis* L., *Anemone sylvestris* L. (см. рисунок, б), *Eryngium planum* L., *Peucedanum alsaticum* L., *Seseli annuum* L. (см. рисунок, з), *Nonea pulla* (L.) DC., *Veronica prostrata* L., *Salvia verticillata* L., *Siderites montana* L.

По склонам балок распространены небольшие участки остепненных лугов, на которых аспектируют *Linum perenne* L., *Phleum phleoides* (L.) Karst.

Довольно многочисленны здесь виды, встречающиеся и на юго-востоке. Особенно обильны *Zerna riparia* (Rehm.) Nevski, *Salvia pratensis*, *Scabiosa ochroleuca*, *Astragalus cicer*, *Chamaecytisus ruthenicus*, *Onobrychis arenaria*, *Ajuga genevensis*, *Stachys recta*, *Campanula sibirica* L., *Lavatera thuringiaca*.

По видовому составу степной флоры ландшафты лёссовых плато и ополей обнаруживают значительное сходство.

Южная группа — виды, распространенные в южной и юго-восточной частях области, в пределах ландшафтов задровых и моренно-задровых равнин, а также по склонам коренных берегов рек: *Poa bulbosa* L. (см. рисунок, а), *Clematis recta* L. (см. рисунок, б), *Sedum stepposum* Boriss., *Pseudolysimachion incanum* (L.) Holub, (см. рисунок, д), *Kochia laniflora* (S. G. Gmel.) Borb. (см. рисунок, з), *Koeleria glauca* (Spreng.) DC.

Кроме того, можно выделить группу видов, не обнаруживающих какой-либо приуроченности к определенному типу ландшафта и распространенных почти по всей территории области: *Potentilla alba* L., *Filipendula vulgaris* Moench, *Fragaria viridis* Duch., *Astragalus arenarius* L., *Trifolium alpestre* L., *Dianthus borbasis* Vandas, *Geranium sanguineum* L., *Pyrethrum corymbosum* (L.) Schrank, *Dracocephalum ruyschiana* L., *Peucedanum oreoselinum* L., *Pulsatilla patens* (L.) Mill., *Genista tinctoria* L., *Carex praecox* (L.) Schreb.

Отмеченные виды, хотя и распространены почти по всей территории области, но наиболее многочисленны на юго-западе и юго-востоке. На пойменных лугах и склонах балок *Filipendula vulgaris*, *Fragaria viridis*, *Carex praecox*, *Onobrychis arenaria*, *Dianthus borbasis*, *Trifolium alpestre* иногда создают аспект.

По характеру распространения изученные виды могут быть отнесены к нескольким типам ареалов.

I. Европейские паннонско-понтические: *Clematis recta*, *Ranunculus illyricus*, *Astragalus cicer*, *Ajuga genevensis*, *Prunella grandiflora*, *Salvia pratensis*, *Stachys recta*, *Echium russicum*, *Linum flavum*, *Iris aphylla*, *Zerna riparia*, *Seseli annuum*, *Vicia pisiformis*, *Geranium sanguineum*, *Potentilla alba*.

II. Евросибирские паннонско-понтическо-сарматские: *Chamaecytisus ruthenicus*, *Eryngium planum*, *Peucedanum alsaticum*, *Campanula sibirica*, *Filipendula vulgaris*, *Scabiosa ochroleuca*, *Elytrigia intermedia*, *Adonis vernalis*, *Lavatera thuringiaca*, *Kochia laniflora*, *Achillea nobilis*, *Salvia verticillata*, *Oxytropis pilosa*.

III. Евразийские понтическо-сарматские: *Avenochloa schelliana*, *Koeleria glauca*, *Anemone sylvestris*, *Phlomis tuberosa*, *Dracocephalum ruyschiana*.

Анализ современного географического распространения степных видов на территории Брянской области позволяет сделать следующее заключение: они приурочены к склонам балок и оврагов, крутым склонам и меловым обнажениям коренных берегов рек, лесным опушкам, а также к незатопляемым поймам рек. В отмеченных местообитаниях эти виды образуют остепненные участки лугов. Некоторые из них первичные, но не являются зональными, а включены в виде отдельных вкраплений в основной фон зоны широколиственных лесов и их следует рассматривать как участки экстразональной растительности.

В связи с тем, что на территории Брянской области луговостепные участки не занимают плакорных местоположений, а в почвенном покрове черноземы крайне редко вкраплены в фон серых лесных почв, не обосновано отнесение юго-восточных районов области к подзоне лесостепи. Под-

зона собственно лесостепи характеризуется, как отмечают Лавренко (1956) и Г. И. Дохман (1968), наличием в плакорных условиях луговых степей, а в почвенном покрове — преобладанием черноземов. Следует также отметить, что юго-восточные районы области принадлежат к числу древних сельскохозяйственных территорий и поэтому имеют лесостепной облик. Степные виды широко распространились в связи с уничтожением лесов. Проникновение их в юго-восточную часть области происходило из Орловских и Курских степей по долинам рек, склонам балок и оврагов по мере уничтожения лесов. Степные виды, судя по характеру их современного распространения, мигрировали в центральную часть области по долине реки Десны с Украины. Они сконцентрированы в виде узкой полосы вдоль коренных берегов рек Десны и Беседи.

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев Ю. Е., В. В. Макаров, Г. М. Проскурякова-А. К. Скворцов. (1975). Новые флористические находки в Брянской области, Бюлл. МОИП, отд. биол. LXXX, 5. — Босек П. З. (1975). Растения Брянской области. — Виноградов И. С. (1937). Новые материалы к флоре Западной области. Тр. Новозыбк. пед. инст., I. Смоленск. — Гроздов Б. В. (1947). Изменчивость древесных растений и реакция их на условия среды внутри естественных ареалов и при интродукции. Тр. Брянск. лесхоз. инст., I. — Гроздов Б. В. (1950). Типы леса Брянской, Смоленской и Калужской областей. — Гроссгейм А. А. (1936). Анализ флоры Кавказа. Тр. Бот. инст. Азербайдж. ФАН СССР, I. — Дохман Г. И. (1968). Лесостепь европейской части СССР. — Крашенинников И. М. (1925). Растительный покров Киргизской республики. Тр. общества изучения Киргизского края, V, 2. Оренбург. — Лавренко Е. М. (1940). Степи СССР. В кн.: Растительность СССР, 2. — Лавренко Е. М. (1956). Степи и сельскохозяйственные земли на месте степей. В кн.: Растительный покров СССР. Пояснит. текст к Геоботанической карте СССР. I и II. Л. — Лавренко Е. М. (1968). Об очередных задачах изучения географии растительного покрова в связи с ботанико-географическим районированием СССР. В кн.: Основные направления современной геоботаники. Л. — Миллер Н. С. (1971). Краткий геоботанический очерк Брянской области. Уч. зап. Новозыбк. пед. инст., IX. Смоленск. — Пастернак А. К. (1967). Физико-географическое районирование Брянской области на основе ландшафтной карты для целей учета земель. Автореф. канд. дисс. М. — Рыбаков Р. Т. (1955). К вопросу о распространении некоторых редко встречающихся растений в пределах Смоленской, Брянской областей и восточных районов Белоруссии. Тр. Белорусск. с.-х. акад., 21. — Тахтаджян А. Л. (1970). Происхождение и расселение цветковых растений. — Толчан Г. А. (1967). Растительный покров Брянской области. Уч. зап. Новозыбк. пед. инст., VI. Смоленск. — Физико-географическое районирование Нечерноземного центра. (1963). М. — Хитрово В. Н. (1925). Растительность. В кн.: Природа Орловского края. Опред. — Braun-Blanquet J. (1928). Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. — Meusel H. (1943). Vergleichende Arealkunde. — Meusel H., E. Jäger, E. Weinert. (1965). Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora.

Брянский педагогический институт.

Получено 1 III 1976.

УДК 58.005 : 582.657.2 (477.75)

В. М. Косых, М. И. Карасюк

НОВЫЙ ВИД ДЛЯ ФЛОРЫ КРЫМА — *POLYGONUM ALPINUM* ALL. (*POLYGONACEAE*)

V. M. KOSYKH, M. I. KARASYUK. NEW SPECIES FOR THE FLORA OF THE CRIMEA — *POLYGONUM ALPINUM* ALL. (*POLYGONACEAE*)

Летом 1976 г. при проведении флористических исследований в Горном Крыму был найден новый вид, не приводившийся ранее для флоры Крыма, — *Polygonum alpinum* All. Он был собран у подножья северного склона верхнего плато Чатыр-Даг в карстовых понижениях, в которых

долго задерживается снеговой покров. Растет он небольшими группами, среди стланцевых кустарниковых зарослей из *Juniperus depressa*, *Cotoneaster integerrimus*, *Rubus saxatilis* с небольшим участием *Rosa tschatyrdagii* и *Crataegus microphylla* в составе разнотравно-пырейной ассоциации (асс. *Geranium sanguineum* — *Alchemilla tythantha* — *Lathyrus pratensis* — *Elytrigia repens*) на высоте 1000—1100 м над ур. м.

Популяция *Polygonum alpinum* занимает площадь около 800 м², на которой учтено 54 656 растений, из них 19.15% составляют генеративные особи и 80.85% — вегетативные.

При просмотре гербария Никитского ботанического сада был обнаружен еще один лист этого вида с этикеткой: «Чатырдаг, северный склон, 23 июня 1968 года, собрала М. Бабасюк, определила Г. П. Рындина». Таким образом, этот вид был найден примерно в том же месте в 1968 г. и каким-то образом был пропущен в «Определителе высших растений Крыма» (1972).

Ареал *P. alpinum* охватывает Тульскую, Рязанскую, Орловскую, Липецкую, Пензенскую, Куйбышевскую, Курскую, Белгородскую, Воронежскую, Тамбовскую, Саратовскую и Волгоградскую области (Маевский, 1964), все районы Кавказа (Гроссгейм, 1949), Западную Сибирь, (Иртышский, Алтайский и Верхне-Тобольский районы), Восточную Сибирь (включая северные районы и тихоокеанское побережье). На Украине он приводится только для Ворошиловградской, Днепропетровской и Донецкой областей с пометкой «очень редко» (Клоков, 1952). В качестве адвентивного растения указывается для Архангельской области (Мартыненко, 1976).

За пределами СССР он отмечен в горных районах Западной Европы (в Албании, Австрии, Болгарии, на о. Корсика, во Франции, Германской Демократической Республике, Испании, Италии, Югославии, Румынии). Кроме того, он встречается в Монгольской Народной Республике, Японии, Северной Америке (Шмальгаузен, 1930; Григорьев, 1936).

Нахождение его в Крыму вполне естественно укладывается в рамки его общего ареала, заполняя разрыв между Румынией и Кавказом.

Этот вид приурочен в основном к верхнему и субальпийскому горным поясам и встречается на лугах, в разнотравных степях и по лесным опушкам. Местобитания в Крыму вполне соответствуют его экологическим требованиям. Растет он на горных лугах в сообществе с луговыми видами — *Elytrigia repens*, *Dactylis glomerata*, *Galium mollugo*, *Veronica teucrium*, *Plantago lanceolata*, *Trifolium ambiguum*, *Lathyrus pratensis*, *Alchemilla tythantha*.

Автохтонность его в Крыму не вызывает сомнений; странно только, что довольно длительное время он не был замечен ботаниками, хотя растет в районе, многократно посещаемом.

ЛИТЕРАТУРА

Григорьев Ю. С. (1936). Секция *Aconogonon* Meisn. рода *Polygonum*. Флора СССР, V. — Гроссгейм А. А. (1949). Определитель растений Кавказа. — Клоков М. В. (1952). Род *Polygonum* L. Флора УРСР, 4. — Маевский П. Ф. (1964). Флора средней полосы европейской части СССР. — Мартыненко В. А. (1976). Род *Polygonum* L. Флора северо-востока европейской части СССР. — Шмальгаузен И. Ф. (1930). Род *Polygonum* L. Флора средней и южной России, Крыма и Северного Кавказа, 1. — Определитель высших растений Крыма (1972). — Флора Еуропаеа. (1964). 1.

Государственный
Никитский ботанический сад,
Ялта.

Получено 4 II 1977.

А. А. Шульц

АДВЕНТИВНАЯ ФЛОРА ГОРОДА РИГИ

A. A. SCHULTZ. ADVENTIVE FLORA OF RIGA CITY

Изложены результаты исследований адвентивной флоры г. Риги (за исключением железнодорожных территорий) в период 1960—1975 гг. Многие из найденных видов были занесены с импортной сырьевой шерстью. Всего обнаружено 166 адвентивных видов растений (без археофитов), среди которых 42 должны рассматриваться как полностью натурализовавшиеся.

Значительная часть адвентивной флоры г. Риги сосредоточена на железнодорожных узлах и соединяющих их путях, находящихся в пределах города. Сведения о железнодорожной флоре нами уже изложены (Шульц, 1976). Однако занос адвентивных растений в город не ограничивается только железнодорожным транспортом. Во многих случаях он осуществляется морем, например с импортным сырьем, подлежащим предварительной обработке, после которой отходы часто выгружаются в местах сбора мусора и особенно на больших городских свалках, которые нами названы «большими рудеральными площадями».

В данной статье изложены результаты исследований адвентивной флоры больших рудеральных площадей, находящихся на улицах Деглава и Горького, в пригороде Болдерае и на полуострове Маза Вейзаксала, а также мест сбора мусора, пустырей, обочин дорог, улиц на окраинах и различных рудеральных территорий, находящихся в административных границах г. Риги. Исследования охватывают период с 1960 по 1975 г.

Среди обнаруженных видов в первую очередь следует отметить широко распространенные и часто встречающиеся неофиты, полностью натурализовавшиеся и устойчивые: *Acorus calamus* L., *Amaranthus retroflexus* L., *Amelanchier canadensis* ssp. *spicata* (Lam.) A. et D. Löve, *Carduus acanthoides* L., *Diplotaxis muralis* (L.) DC., *Echinochloa crus-galli* (L.) Beauv., *Elodea canadensis* L., *Erigeron canadensis* L., *Galinsoga parviflora* Cav., *G. ciliata* (Raf.) Blake, *Impatiens parviflora* DC., *Lactuca serriola* Torner, *Lolium perenne* L., *Matricaria matricarioides* (Less.) Porter, *Onagra bien-nis* (L.) Scop., *Saponaria officinalis* L., *Senecio vernalis* Waldst. et Kit., *S. viscosus* L., *Sisymbrium altissimum* L., *S. loeselii* L.

Кроме того, имеются более или менее локально или мало распространенные неофиты: *Acinos thymoides* (L.) Moench, *Amaranthus albus* L., *A. lividus* L., *Alopecurus pratensis* L., *Armoracia rusticana* Gaertn., *Ballota nigra* L., *Bellis perennis* L., *Bunias orientalis* L., *Corispermum hyssopifolium* L., *Diplotaxis tenuifolia* (L.) DC., *Elsholtzia ciliata* (Thunb.) Hyl., *Leonurus quinquelobatus* Gilib., *Lolium multiflorum* Lam., *Lepidium densiflorum* Schrad., *Matricaria recutita* L., *Nepeta cataria* L., *Potentilla intermedia* L., *Sambucus racemosa* L., *Solidago canadensis* L., *Tulipa silvestris* L.

Некоторые встречающиеся на железных дорогах неофиты за пределами железнодорожных территорий города практически отсутствуют. К ним относятся: *Anisantha tectorum* (L.) Nevski, *Carduus nutans* L., *Centaurea rhena* Boreau, *Chaenorhinum minus* (L.) Lange, *Erysimum hieracifolium* L., *Erucastrum gallicum* (Willd.) O. E. Schulz, *Rumex confertus* Willd., *Salsola pseudotragus* (G. Beck) Iljin.

Довольно типичными железнодорожными неофитами являются также *Amaranthus albus*, *Corispermum hyssopifolium* и *Lepidium densiflorum*, но они иногда попадают и на больших рудеральных площадях.

Все упомянутые неофиты наряду с апофитами и археофитами составляют устойчивую часть городской рудеральной флоры. Кроме того, имеется и неустойчивая часть, представленная эпикофитами и эфемерофитами, которые при повторном и длительном заносе могут в дальнейшем пополнить число неофитов.

Эпойкофиты и эфемерофиты появляются главным образом в местах, где существует интенсивный занос, например на свалках, обочинах дорог и рудеральных местах, находящихся вблизи фабрик, работающих на импортном сырье.

Установлено, что большую роль в заносе новых адвентивных растений играет импортная шерсть, которая очищается в Болдерайской камвольной фабрике, а также в Рижском текстильном производственном объединении по ул. Горького. Полученные при очистке отходы выгружались на находящиеся поблизости свалках в Болдерае и у бывшего ипподрома в районе ул. Горького.

Ниже приводится список эфемерофитов и эпойкофитов, которые были занесены с отходами импортной шерсти.

Poaceae

**Phalaris paradoxa* L.¹ — 4 экз. найдены в Болдерае 8 X 1961, одно растение в 1962 г. Эфемерофит.

**Stipa capillata* L. — Два куста у ипподрома найдены 22 X 1961 с созревшими зерновками. Эфемерофит-многолетник.

**Polypogon monspeliensis* (L.) Desf. — В Болдерае, 8 X 1961, несколько кустов до 60 см высотой; в том же году 22 X у ипподрома найдена большая плотная колония площадью 4 м². Эфемерофит.

**Phleum paniculatum* Huds. — В Болдерае 7 VII 1962 один слабо кустистый экземпляр высотой около 60 см. Эфемерофит.

**Puccinellia gigantea* (Grossh.) Grossh. — В Болдерае 8 X 1961 найдено 4 растения, а у ипподрома 2 больших, сильно кустистых. Эфемерофит-многолетник.

**Vulpia myuros* (L.) Gmel. — Один куст у ипподрома 22 X 1961. Эфемерофит.

**Bromus oxyodon* Schrenk. — Два куста высотой около 70 см 4 VII 1962 у ипподрома. Эфемерофит.

**Agropyron sibiricum* (Willd.) Beauv. — Один куст высотой около 90 см в Болдерае, 7 VII 1962. Эфемерофит-многолетник.

**Eremopyrum triticeum* (Gaertn.) Nevski. — Два куста высотой около 25 см, 1 VI 1962 у ипподрома. Эфемерофит.

**Aegilops tauschii* Coss. (*A. squarrosa* auct.). — Один куст высотой около 80 см, 18 VI 1962, у ипподрома. Эфемерофит.

**Hordeum turkestanicum* Nevski. — Появился с 1961—1963 гг. в Болдерае и у ипподрома, всего около 30 экз. Цвел в июле, но зерновки не созрели. Эфемерофит-многолетник.

**Elymus sibiricus* L. — Четыре куста высотой около 1 м, 8 X 1961 и 2 куста в 1962 г. в Болдерае; один в 1962 г. у ипподрома. Эфемерофит-многолетник.

**E. dahuricus* Turcz. ex Griseb. — В 1961 г. три, а в 1962 г. 2 экз. высотой около 1.3 м в Болдерае; в 1961 г. 1 экз. у ипподрома. Эфемерофит-многолетник.

Polygonaceae

Rumex stenophyllus Ledeb. — 2 экз. высотой около 50 см, 4 X 1963 в Болдерае. Эфемерофит-многолетник.

**R. ucranicus* Fisch. — 1 экз. 28 VIII 1963 в Болдерае. Эфемерофит.

Chenopodiaceae

Chenopodium foliosum Asch. — Один небольшой (16 см высоты) экземпляр у ипподрома, 18 VI 1962. Эфемерофит.

¹ знаком + отмечены виды, зарегистрированные в Латвии впервые.

Atriplex oblongifolia Waldst. et Kit. — Восемь сильно ветвистых экземпляров высотой около 1 м в 1962 г. у ипподрома; до поздней осени они развились только до фазы цветения. Эфемерофит.

A. rosea L. — Один сильно ветвистый экземпляр высотой около 1 м, 3 X 1961, у ипподрома. В Риге найден впервые. Эфемерофит.

**A. dimorphostegia* Kar. et Kir. — Один сильно ветвистый, высотой около 70 см экземпляр, 8 X 1962, у ипподрома. Эфемерофит.

A. tatarica L. — Часто встречается на всех больших рудеральных площадях, но особенно там, где выгружались отходы от очистки импортной шерсти. В Риге ведет себя как эфемерофит, но в Даугавпилсе, примерно на 250 км восточнее — как эпойкофит.

Brassicaceae

Sisymbrium orientale L. — В сентябре 1961 г. 1 экз. с созревшими семенами у ипподрома. После самосева в 1962 г. там же в большом количестве. Эпойкофит.

Erysimum diffusum Ehrh. (*E. canescens* Roth) — У ипподрома в 1962 г. 12 экз. высотой до 70 см. Эфемерофит.

Fedtschenkoa africana (L.) Dvořák (*Malcolmia africana* (L.) R. Br.) — В 1962 г. в большом количестве у ипподрома. Максимум цветения 1 VI, высота в плотных колониях до 35 см, у отдельно растущих экземпляров — 15—20. Эфемерофит.

**Euclidium syriacum* (L.) R. Br. — У ипподрома 1 VI 1962 в плотных колониях в большом количестве, высота до 35 см, некоторые особи до 50 см. Эфемерофит.

Brassica juncea (L.) Čern. — На всех больших рудеральных площадях, но особенно много в 1960—1963 гг. у ипподрома. Эпойкофит.

**Hirschfeldia incana* (L.) Larg.-Foss. — 4 экз. у ипподрома 23 X 1961, а в 1962 г. несколько плотных колоний, появившихся в результате самосева. Эпойкофит.

**Lepidium pinnatifidum* Ledeb. — 6 экз. высотой около 50 см. 22 X 1961 у ипподрома. Эфемерофит.

Fabaceae

**Trigonella noëana* Boiss. — 1 экз. высотой около 40 см, 9 VIII 1962 у ипподрома. Эфемерофит.

**Medicago arabica* All. — Найден 8 X 1961 в Болдерае в плотных колониях, а также в виде отдельных экземпляров — всего несколько сотен особей. В 1962 г. на этом месте растение полностью отсутствовало. В 1963 г. 3 экз. обнаружены в Болдерае в местах сбора мусора у камвольной фабрики. Эфемерофит.

M. denticulata Willd. — 1 экз. в 1961 г. на ул. Деглава, в 1962 г. 8 экз. в Болдерае. В Риге найден впервые. Эфемерофит.

**Trifolium angustifolium* L. — Один еще не цветущий экземпляр, 29 X 1961 в Болдерае, высота 18 см. После пересадки в теплицу растение удалось довести до цветения. Эфемерофит.

**Astragalus rytilobus* Bunge. — 1 экз., 10 VI 1962 в Болдерае. Эфемерофит.

Geraniaceae

**Erodium strigosum* Kar. ex Ledeb. — 3 экз., 8 X 1961 в Болдерае. Эфемерофит.

**E. ciconium* (L.) L'Her. — 5 экз. 8 X 1961 в Болдерае. Эфемерофит.

Malvaceae

Malva silvestris L. — 1 экз. в 1965 г. у ипподрома. Эфемерофит-двулетник.

Boraginaceae

Asperugo procumbens L. — В 1962 г. в большом количестве у ипподрома, несколько экземпляров в том же году в Болдерае. Эфемерофит или эпойкофит.

Lamiaceae

**Marrubium alternidens* Reichb. — 1 экз. высотой около 50 см, 15 X 1961 в Болдерае, там же в 1962 г. еще один. В 1961 г. 3 экз. найдены также у ипподрома. Эфемерофит-многолетник.

Scrophulariaceae

Verbascum blattaria L. — 2 экз. найдены осенью 1961 г., 3 — в 1962 г. в конце фазы цветения, высота до 60 см. В Риге найден впервые. Эфемерофит-двулетник.

Dipsacaceae

**Cephalaria transsilvanica* (L.) Schrad. — Один едва расцветший экземпляр высотой 1 м 23 X 1961 у ипподрома. Эфемерофит.

Asteraceae

Xanthium spinosum L. — 3 экз. обнаружены в 1960 г. на полуострове Маза Вейзаксала, столько же — в 1961 г. в Болдерае. В том же году около 30 экз. найдено у ипподрома, но в 1962 г. там обнаружено только 4 экз. Эфемерофит.

Oligosporus dracunculus (L.) Poljak. — В большом количестве в 1960—1966 гг. в Болдерае и у ипподрома. Эфемерофит-многолетник.

O. scoparius (Waldst. et Kit.) Less. — 1 экз. в Болдерае в 1960 г. Эфемерофит-многолетник.

Artemisia annua L. — В 1961 г. 1 экз. в Болдерае, 2 — в 1962 г. у ипподрома. Отдельные растения найдены также на ул. Деглава, иногда по обочинам дорог. Генеративная репродукция пока не обнаружена. Эфемерофит.

**Artemisia tournefortiana* Reichb. — Впервые 3 экз. найдены в 1961 г. у ипподрома, а в 1962 г. там же было около 80 экз. В 1962 г. обнаружена в 6 местах в Болдерае, общее число растений составляло около 40. В 1963 г. у ипподрома было найдено только 3, а в Болдерае — 2 экз. В 1964 г. растение исчезло. В 1970 г. 4 экз. были найдены и на ул. Деглава. Высота найденных в Риге растений достигала 2 м. Семена не созревали; наличие на одном и том же месте этих растений в течение нескольких лет подряд объяснялось постепенным прорастанием занесенных сюда семян. Эфемерофит.

**Cousinia tenella* Fisch. et Mey. — 2 экз. высотой 35 см, 9 VIII 1962 у ипподрома. Эфемерофит.

Onopordum acanthium L. — В 1961 г. найдено 8 экз. в фазе цветения в Болдерае и несколько однолетних розеток у ипподрома. Последние в 1962 г. дали начало большим цветущим растениям. Генеративная репродукция при самосеве не наблюдалась, но на экспериментальном участке удалось наблюдать созревшие семена (Шулц, 1976). Эфемерофит-двулетник или эпойкофит.

**Stizolophus balsamita* (Lam.) Cass. ex Takht. — 1 экз. высотой около 1 м у ипподрома с еще не раскрывшимися корзинками, 30 X 1962. Эфемерофит.

**Centaurea iberica* Trev. — Два цветущих экземпляра и одна однолетняя розетка, 10 IX 1961 на полуострове Маза Вейзаксала. В 1962 г. 6 экз. у ипподрома, из которых только 2 осенью цвели, но семян не дали. Эфемерофит-двулетник.

**Carthamnus lanatus* L. — 1 экз., 22 X 1961 у ипподрома. Семена не созревали, но растение будучи многолетним произрастало несколько лет подряд. Эфемерофит-многолетник.

**Aposeris foetida* (L.) Less. — Один цветущий экземпляр, 8 X 1962, у ипподрома. Эфемерофит-многолетник.

Всего обнаружено 50 адвентивных видов, занесенных с импортной шерстью. Большинство из них (32 вида) найдено в Латвии впервые: в Риге впервые найдено 35 видов. Большинство их проявило себя как эфемерофиты, т. е. растения, не способные в условиях Латвии давать зрелые семена. Три вида следует рассматривать как эпойкофиты, у которых после самосева наблюдалась репродукция и в следующем году. Один вид или эфемерофит, или эпойкофит (*Asperugo procumbens*), его еще нельзя с уверенностью отнести к той или иной группе.

Все упомянутые виды были найдены среди отходов шерсти, полученных при очистке импортного сырья, и составляют комплекс так называемых «шерстяных растений».

Кроме упомянутых видов, на различных рудеральных площадях найдено много других эфемерофитов и эпойкофитов, способ заноса которых не всегда ясен. В период исследований в Риге на больших рудеральных площадях и в других различных рудеральных местах были найдены следующие эфемерофиты и эпойкофиты.

Poaceae

**Setaria verticillata* (L.) Beauv. — У кладбища Лацара, 29 X 1961 четыре отдельно растущих экземпляра, в том же году 8 XI найдено около 20 растений у Рижской ТЭЦ, а в 1963 г. на ул. Деглава ² 6 экз. Эфемерофит.

Phalaris canariensis L. — Отдельно или небольшими группами растущие экземпляры находили почти ежегодно на свалках ул. Деглава и у ипподрома. Занос происходит в данном случае с импортным кормом комнатных птиц. Эфемерофит.

**Heleochoa schoenoides* (L.) Host. — На ул. Деглава, 14 VIII 1963 три сильно кустистые растения высотой около 25 см. Эфемерофит.

Poa bulbosa L. — Раньше найден как железнодорожный сорняк (Mühlenbach, 1932), но в 1969 г. один сильно кустистый экземпляр высотой около 35 см обнаружен на ул. Деглава. Эфемерофит-многолетник.

Bromus squarrosus L. — Ведет себя главным образом как железнодорожный сорняк (Шулц, 1976), но в 1961 г. несколько экземпляров найдены также на ул. Деглава. Эфемерофит или эпойкофит.

B. briziformis Fisch. et Mey. — 1 экз. 21 X 1961 на ул. Деглава. Эфемерофит.

**Cynodon dactylon* (L.) Pers. — Один сильно кустистый экземпляр высотой около 40 см, 14 VIII 1963 на ул. Деглава. Эфемерофит-многолетник.

Lolium temulentum L. — Обнаружен только 1 экз. в 1960 г. на ул. Деглава. Эфемерофит или эпойкофит.

Hordeum murinum L. — в 1960—1968 гг. почти ежегодно появлялись отдельно растущие экземпляры на всех больших рудеральных площадях. Эфемерофит.

Corynephorus jubatum (L.) Nevski. — Только на большой рудеральной площади по ул. Деглава: в 1961 г. 12 отдельно растущих растений, в 1962 — 1, в 1968 г. — 4 экз. Эфемерофит.

Polygonaceae

**Polygonum orientale* L. — Один цветущий экземпляр высотой около 1 м найден на ул. Деглава 23 VIII 1962. Эфемерофит.

² Здесь и в дальнейшем под словами «на ул. Деглава» подразумевается городская свалка на этой улице.

**P. argyrocoleum* Steud. — Кроме экземпляра на железнодорожном узле Шкиротава (Шулц, 1976) 1 экз. найден 14 VIII 1963 на ул. Деглава. Эфемерофит.

Chenopodiaceae

**Chenopodium aristatum* L. — Один очень ветвистый экземпляр, высотой около 25 см, найден 14 VIII 1963 на ул. Деглава. Эфемерофит.

Ch. schradernum Schult (*Ch. foetidum* Schrad.) — У кладбища Лацара, 30 IX 1961 1 экз. высотой около 1.2 м. Эфемерофит.

Ch. bonus-henricus L. — На ул. Деглава 5 растений, 8 X 1963. В результате 12-летних наблюдений за двумя пересаженными на экспериментальный участок экземплярами установлено, что в условиях Риги это растение как многолетнее зимует хорошо, ежегодно возобновляется вегетативным путем, но семена не созревают. Эфемерофит-многолетник.

Ch. hybridum L. — Только на ул. Деглава по одному экземпляру в 1961 и 1963 гг. Наблюдения на экспериментальном участке до 1975 г. над репродукцией показали, что в условиях Риги растение возобновляется слабо. Из большого количества семян, взятых с одного растения, в следующем году развиваются только отдельные особи. Распространение *Ch. hybridum* ограничено незначительной устойчивостью к конкуренции других видов и поэтому он быстро исчезает. Эпойкофит.

Ch. urbicum L. — Встречается не только на железных дорогах (Шулц, 1976), но также почти ежегодно на всех больших рудеральных площадях. Семена не созревают и генеративная репродукция в Риге не происходит. Часто заносимый эфемерофит.

Ch. strictum Roth. — 2 экз. найдены в 1961 г. у кладбища Лацара, по 3 экз. в 1962 и 1963 гг. на ул. Деглава. В Риге растение развивается только до фазы цветения. Эфемерофит.

**Ch. vachelii* Hook. et Arn. — 8 растений, 14 VIII 1963 на ул. Деглава. Эфемерофит.

**Ch. opulifolium* Schrad. — 2 экз., 14 VIII 1963 на ул. Деглава. Эфемерофит.

Atriplex nitens Schkuhr. — С 1960 г. отдельные экземпляры почти ежегодно появлялись на больших городских рудеральных площадях, по обочинам больших дорог, местами даже в значительном количестве. Генеративную репродукцию пока не удалось обнаружить. До этого в Латвии была известна только одна находка — в поселке Калнциемс (Jaudzeme, 1955). В Риге найдена впервые. Эфемерофит.

A. hortensis L. — На железных дорогах и на больших рудеральных площадях, почти ежегодно, но отсутствует генеративная репродукция. Эфемерофит, местами может быть и эпойкофит.

A. sibirica L. — Одно растение сферической формы высотой около 40 см найдено 14 VIII 1963 на ул. Деглава. Эфемерофит.

Axyris amaranthoides L. — Часто на ул. Деглава, у ипподрома и на полуострове Маза Вейзаксала, но пока не наблюдается генеративной репродукции. Эфемерофит.

Kochia scoparia (L.) Schrad. — С 1960—1967 гг. отдельные экземпляры ежегодно наблюдались на ул. Деглава, но генеративная репродукция не отмечена. С 1968 г. образовалась популяция, способная к генеративному размножению. В настоящее время на упомянутом месте растение образует густые заросли на площади около $\frac{1}{4}$ км², в которых насчитывается несколько десятков тысяч экземпляров. Эпойкофит.

**Suaeda corniculata* (C. A. Mey.) Bunge. — Один экземпляр, 24 IX 1962 на ул. Деглава. Эфемерофит.

**S. baccifera* Pall. — В 1960 г. на ул. Деглава найдены 3, а в 1962 г. — 2 экз. Эфемерофит.

Amaranthaceae

Amaranthus caudatus L. — Нередко встречается как декоративное растение в садах. 1 экз. в 1960 г. отмечен на рудеральной площади в Маза Вейзаксала. Эфемерофит.

A. hybridus L. — В 1968 г. на ул. Деглава найдены 2, а у ипподрома 3 растения. Эфемерофит.

A. blitoides S. Wats. — Встречается не только на железной дороге (Шулц, 1976), но в 1961—1962 гг. также найдена на некоторых улицах (Валмиерас и Пернавас). В 1963 г. в большом количестве произрастал на ул. Деглава. Эпойкофит.

A. paniculatus L. — 3 экз. высотой около 80 см найдены в 1973 г. на ул. Деглава. Эфемерофит.

Portulacaceae

Portulaca oleracea L. — 1 экз. обнаружен в 1960 г. на ул. Деглава. — Эфемерофит.

Caryophyllaceae

⁺*Gypsophyla trichotoma* Wend. — Один сильно ветвистый экземпляр высотой около 40 см, 30 VIII 1961 на ул. Деглава. Эфемерофит.

Brassicaceae

Sinapis alba L. — Только 2 растения обнаружены в 1961 г. на рудеральном месте у текстильной фабрики «Ригас Аудумс». Эфемерофит или эпойкофит.

Rapistrum rugosum (L.) All. — 2 экз. отмечены в 1961 г. на ул. Деглава. Эфемерофит.

Conringia orientalis (L.) Dum. — Два растения в фазе цветения 9 VIII 1962 найдены в месте сбора мусора на ул. Спорта, 1 экз. — на рудеральной площади у фабрики «Сарканайс квадратс». На экспериментальном участке в течение 10 лет ежегодно наблюдалась самостоятельная репродукция. Эпойкофит.

Cardaria draba (L.) Desv. — Встречается не только на железной дороге, но ежегодно также и на ул. Деглава. В 1963 г. большая колония обнаружена на свалке Маза Вейзаксала. Семена не созревают, но с помощью корневищ растение образует колонию, которая постепенно расширяется. Эфемерофит-многолетник.

Lepidium campestre (L.) R. Br. — 1 экз. с почти полностью осыпавшимися семенами найден 25 VIII 1962 на рудеральной площади в Шкиротаве. На экспериментальном участке в течение 12 лет растение хорошо размножалось генеративно. Кроме того, оно довольно устойчиво к конкуренции других видов. Эпойкофит-двулетник.

L. latifolium L. — 20 VII 1960 на ул. Деглава найдена колония из 20 экз. в фазе цветения. Отдельные побеги достигали высоты 1.8 м. Колония, постепенно расширяясь с помощью подземных побегов, в 1970 г. заняла площадь около 100 м². В 1968 г. обнаружена генеративная репродукция, о чем свидетельствовали молодые растения на расстоянии несколько десятков метров от упомянутой колонии. В Риге растение найдено впервые. До этого в Латвии была известна только в западной части Латвии (Elekšis, 1955). Эпойкофит-многолетник.

Camelina sativa (L.) Crantz. — Группа из 6 растений найдена 7 VII 1962 в Болдерае. Эфемерофит или эпойкофит.

Resedaceae

Reseda luteola L. — 3 экз. найдены на острове Кипсала 9 X 1960, один — в 1963 г. на ул. Деглава. Эфемерофит-двулетник.

Rosaceae

Potentilla norvegica L. — Встречается главным образом на железных дорогах (Шулц, 1976), но одно растение найдено также на ул. Деглава. Наблюдается размножение, но широкому расселению препятствует слабая устойчивость к конкуренции других растений. Эпойкофит-многолетник.

Fabaceae

⁺*Medicago minima* Grufberg — 2 экз. высотой около 50 см 27 X 1961 на ул. Деглава. Эфемерофит.

Melilotus wolgicus Poir. — Найден не только на железных дорогах, но и на свалке Маза Вейзаксала в 1962 г. 4, в 1963 — 2 экз. Эфемерофит.

Oxalidaceae

⁺*Oxalis corniculata* L. — 1 экз. обнаружен 9 VIII 1962 на ул. Спорта. Эфемерофит.

O. stricta L. — Часто встречается на газонах парка им. Кирова. В 1962 г. около 30 экз. обнаружены на рудеральном месте по ул. Спорта, в 1963 г. — 1 экз. на ул. Деглава. На газонах обнаружена слабая репродукция. Эпойкофит-многолетник.

Euphorbiaceae

Euphorbia esula L. — В Риге встречается не только на железной дороге, но довольно часто и в других местах на песчаной почве. Генеративная репродукция пока не обнаружена. Эпойкофит-многолетник.

E. virgata Waldst. et Kit. — Распространение подобно предыдущему виду, но встречается значительно реже. Эпойкофит-многолетник.

E. cyperissias L. — В Риге иногда встречается как одичавшее растение вблизи садов и кладбищ. С помощью подземных побегов образует колонии, но генеративная репродукция не наблюдается. Эпойкофит-многолетник.

Balsaminaceae

Impatiens glandulifera Royle. — Встречается как декоративное растение в садах, но иногда и как одичавшее у заборов (в 1965 г. в районе Пурвциемс) и на свалках, например в 1973 г. 3 экз. найдены на ул. Деглава. Эфемерофит.

Malvaceae

Abutilon theophrasti Medic. — Встречается не только на железных дорогах (Шулц, 1976); один цветущий экземпляр найден 22 IX 1963 на свалке по ул. Деглава. Эфемерофит.

Malva moschata L. — Около 50 экз. в двух плотных колониях обнаружены в 1961 г. у озера Кишэзерс. Эфемерофит или эпойкофит.

M. neglecta Wallr. — Рудеральный сорняк, часто встречающийся в местах сбора мусора и на свалках. Генеративную репродукцию пока не удалось обнаружить, и в Риге растение должно рассматриваться как часто заносимый эфемерофит.

Lavatera thuringiaca L. — Два растения в 1963 г. найдены на ул. Деглава. Эфемерофит.

Apiaceae

Coriandrum sativum L. — Как заносное в Риге встречается довольно часто на железных дорогах (Шулц, 1976) и на свалках, например на ул. Деглава в 1967 и 1969 гг. Эфемерофит.

Hydrophyllaceae

Phacelia tanacetifolia Benth. — В Латвии местами произрастает как культурное растение, редко как заносное. В период исследований найден всего 1 экз. в Шкиротаве в 1961 г., другой — на обочине ул. Дарзциема в 1962 г. Эфемерофит или эпойкофит.

Solanaceae

Capsicum annuum L. — Один еще цветущий экземпляр найден 21 X 1961 на ул. Деглава; были также незрелые плоды длиной 2 см. Эфемерофит.

Hyoscyamus niger L. — Встречается не только на железных дорогах, но часто также и на свалках и в местах сбора мусора. Всегда растут только отдельные экземпляры и в открытых местах, генеративная репродукция отсутствует. Эфемерофит или эпойкофит.

Datura stramonium L. — Распространен и ведет себя подобно предыдущему виду, но встречается гораздо реже. Эфемерофит или эпойкофит.

Scopolia carniolica Jacq. — 4 экз. найдены в 1970 г. на ул. Деглава. Эфемерофит или эпойкофит.

Nicandra physaloides (L.) Gaertn. — Шесть отцветших и частично уже высевшихся экземпляров найдены 14 VIII 1963 на ул. Деглава. На экспериментальном участке за 10 лет наблюдений была обнаружена слабая репродукция, но в 1973 г. растение исчезло. Эпойкофит со слабой устойчивостью.

Scrophulariaceae

Cymbalaria muralis Gaertn., Mey. et Schreb. — Как одичавшее культурное растение найдено около парка Бастейкалнс в каменной стене еще в 1900 г. (Kurpfer, 1934), где встречается и теперь. Генеративная репродукция не наблюдается. Эпойкофит-многолетник.

**Linaria genistifolia* (L.) Müll. — На свалке Маза Вейзаксала 10 IX 1961 найден 1 экз. высотой около 40 см в фазе цветения. Эфемерофит.

Veronica triphyllos L. — На рудеральном месте в районе Кенгарагс 6 VI 1962 найдено 8 цветущих экземпляров высотой 10—15 см. Эпойкофит.

Cucurbitaceae

**Melo dudaim* (L.) Sageret. — На ул. Деглава 14 VIII 1963 найдено 12 цветущих экземпляров. Эфемерофит.

Echinocystis lobata (Michx.) Torr. et Gray (*E. echinata* (Muehl. ex Willd.) Britt. — В последнее время в Риге широко распространенное декоративное растение, которое в 1973 г. впервые отмечено и как одичавшее на свалке на ул. Деглава. Эпойкофит.

Asteraceae

Xanthium strumarium L. — Растет не только на железной дороге (Шулц, 1976), но часто и на свалках в результате повторных заносов. Эфемерофит.

X. riparium Itz. et Hertsch. — Распространен подобно предыдущему виду, но гораздо реже. Эфемерофит.

Helianthus tuberosus L. — Часто в местах сбора мусора и на пустырях. Генеративная репродукция не установлена. Размножается только вегетативно, образуя большие колонии. Эпойкофит-многолетник.

Achillea nobilis L. — Несколько экземпляров найдено в 1960 г. на ул. Деглава и в Маза Вейзаксала. В 1964 г. одно растение обнаружено на территории железнодорожного узла Ошкалны. Эпойкофит.

A. ptarmica L. — В 1960 г. одна колония площадью 2 м² найдена на ул. Деглава. Эпойкофит-многолетник.

Ambrosia psilostachya DC. — Встречается на железной дороге (Шулц, 1976), но и в городе на ул. Сергея, где найдена уже в 1934 г., остатки колонии сохранились еще в 1970 г. Эпойкофит-многолетник.

Silybum marianum (L.) Gaertn. — По одному экземпляру найдено на ул. Деглава в 1961, 1969 и 1970 гг. Собранные осенью и высеянные весной семена всходов не дали. Видимо, в условиях Риги семена не вполне созревают. Эфемерофит.

В настоящей работе отмечено 166 адвентивных видов, обнаруженных в пределах Риги в 1960—1975 гг. Неофитов 42 вида; из них 25 видов найдено также и на железнодорожных территориях (Шулц, 1976) и в остальной части города. К ним относятся: *Alopecurus pratensis*, *Amaranthus retroflexus*, *A. albus*, *Bunias orientalis*, *Carduus acanthoides*, *Corispermum hyssopifolium*, *Diotaxis muralis*, *D. tenuifolia*, *Echinochloa crus-galli*, *Erigeron canadensis*, *Fagopyrum tataricum*, *Galinsoga parviflora*, *Lactuca serriola*, *Lolium perenne*, *L. multiflorum*, *Lepidium densiflorum*, *Matricaria matricarioides*, *Medicago sativa*, *Onagra biennis*, *Potentilla intermedia*, *Saponaria officinalis*, *Senecio vernalis*, *S. viscosus*, *Sisymbrium loeselii*, *S. altissimum*.

Неофитами, более или менее распространенными в городе, но практически отсутствующими на железнодорожных территориях, являются следующие 17 видов: *Acinos thymoides*, *Acorus calamus*, *Amaranthus lividus*, *Amelanchier canadensis* ssp. *spicata*, *Armoracia rusticana*, *Ballota nigra*, *Bellis perennis*, *Elodea canadensis*, *Elsholtzia ciliata*, *Galinsoga ciliata*, *Impatiens parviflora*, *Leonurus quinquelobatus*, *Matricaria recutita*, *Nepeta cataria*, *Sambucus racemosa*, *Solidago canadensis*, *Tulipa silvestris*.

Специфическими железнодорожными, практически отсутствующими в остальной части города являются 8 видов: *Anisantha tectorum*, *Carduus nutans*, *Centaurea rhenana*, *Chaenorrhinum minus*, *Erucastrum gallicum*, *Erysimum hieracifolium*, *Rumex confertus*, *Salsola pseudotragus*.

Итак, из 50 видов неофитов г. Риги 17 видов встречается только за пределами железнодорожных территорий, 25 видов являются общими для железных дорог и остальной части города и 8 видов обитают только на железных дорогах.

Кроме ранее упомянутых (Шулц, 1976), новыми для Латвии являются еще следующие виды: *Setaria verticillata*, *Phalaris paradoxa*, *Stipa capillata*, *Polypogon monspeliensis*, *Heleochoa schoenoides*, *Phleum paniculatum*, *Puccinellia gigantea*, *Vulpia myuros*, *Cynodon dactylon*, *Bromus oxyodon*, *Agropyron sibiricum*, *Eremopyrum triticeum*, *Aegilops tauschii*, *Hordeum turkestanicum*, *Elymus sibiricus*, *E. dahuricus*, *Polygonum orientale*, *P. argyroco-*

Распределение видов адвентивной флоры в г. Риге (1960—1975 гг.)

Местонахождение растений и способ заноса		Неофиты (устойчивые)			Эпойкофиты (частично устойчивые)			Эфемерофиты (не устойчивые)			Эфемерофиты или эпойкофиты	Всего
		однолет- ники	двулет- ники	много- летники	однолет- ники	двулет- ники	много- летники	однолет- ники	двулет- ники	много- летники		
Найдены только на железной до- роге	Занесены желез- нодорожным транспортом	4	2	2	6	3	11	24	1	12	6	71
Найдены за преде- лами железных дорог	Занесены неизве- стным путем	18	6	18	8	1	10	39	1	4	10	115
	Занесены с импорт- ной шерстью	—	—	—	3	1	—	29	3	12	2	50
Всего		22	8	20	17	5	21	92	5	28	18	236

leum, *Rumex ucranicus*, *Chenopodium aristatum*, *Ch. opulifolium*, *Ch. vachelii*, *Atriplex dimorphostegia*, *Suaeda corniculata*, *S. baccifera*, *Euclidium syriacum*, *Hirschfeldia incana*, *Lepidium pinnatifidum*, *Trigonella noëana*, *Medicago arabica*, *M. minima*, *Trifolium angustifolium*, *Astragalus rytilobus*, *Erodium strigosum*, *E. ciconium*, *Marrubium alternidens*, *Cephalaria transsilvanica*, *Linaria genistifolia*, *Melo dudaim*, *Artemisia tournefortiana*, *Cousinia tenella*, *Stizolophus balsamita*, *Centaurea iberica*, *Carthamnus lannatus*, *Aposeris foetida*.

Если присоединить к видам, указанным в данной статье, адвентивные виды, найденные на железнодорожном полотне, то окажется, что всего в Риге обнаружено 50 неофитов, 43 эпойкофита, 125 эфемерофитов и еще 18 видов, которых пока нельзя определенно отнести к эпойкофитам или эфемерофитам. Всего с 1960 по 1975 г. в Риге обнаружено 236 адвентивных видов (без археофитов), среди которых 69 являются новыми для флоры Латвии.

В заключение приводим таблицу распределения адвентивных видов в г. Риге.

ЛИТЕРАТУРА

Ш у л ц А. А. (1976). Адвентивная флора на территории железнодорожных узлов г. Риги. Бот. ж., 61, 10., — Е л е к с и с А. (1955). *Cruciferae*. Latvijas PSR Flora, II. — Ј а у д з е м е V. (1955). *Chenopodiaceae*. Latvijas PSR Flora II. — К у п ф е р К. R. (1934). Floristische und kritische Notizen über ostbaltische Pflanzen. Korr.-Bl. Naturforscher-Verein zu Riga, LXI. — М ü h л е н б а с х V. (1932). Die Adventivflora des Rigaer Eisenbahnknotens. Acta Horti Botanici Universitatis Latviensis, VII.

Латвийский
научно-исследовательский институт
лесохозяйственных проблем,
г. Рига.

Получено 8 IV 1977.

УДК 581.9 : 581.5 (470.22)

А. В. Сулялина

СВЯЗЬ СОСТАВА ГОРНО-ТУНДРОВЫХ СООБЩЕСТВ С НЕКОТОРЫМИ СВОЙСТВАМИ ПОЧВ В ХИБИНСКИХ ГОРАХ

A. V. S U L I A L I N A. THE CONNECTION OF MOUNTAIN-TUNDRA COMMUNITY
COMPOSITION WITH SOME PROPERTIES OF SOILS IN Khibini Mountains

Рассматривается связь состава мохово-лишайниковых синузий горно-тундровых сообществ Хибинских гор с условиями увлажнения и реакцией среды pH верхнего слоя почвы. Изучались некоторые экологические условия в мохово-лишайниковых сообществах горной тундры.

Работа проводилась в Хибинском горном массиве на склонах южной и северо-восточной экспозиций горы Вудъяврчорр и на поперечной морене у оз. Сентесьярв.

В течение трех летних сезонов (1971—1973 гг.) на 163 площадках каждые 10—15 дней брали почвенные образцы для определения влажности и pH. Всего взято 3100 почвенных образцов.

Влажность почв определялась методом высушивания при температуре 105° C, ее реакция — с помощью pH-метра ЛПУ-01.

В результате исследований связи растительности тундр с почвами установлено, что не все почвенно-грунтовые факторы являются определяющими для состава растительных группировок (Боч и др., 1969; Боч, 1972; Благодатских, 1971; Афонина, 1974). Указанные авторы пришли к выводу, что видовой состав мохового покрова в большинстве случаев зави-

сит от степени увлажнения, но не от условий питания. Однако, как будет показано далее, наши наблюдения свидетельствуют о том, что не только влажность почв, но и pH влияют на состав и распределение растительных сообществ, прежде всего их мохово-лишайниковых синузий. Четкая зависимость растительного покрова от суммы оснований в почвенных образцах не наблюдалась.

В районе исследований среди тундр с преобладанием лишайников мы выделяем прежде всего кустарничково-лишайниковые тундры, среди них мы различаем кустарничково-кладониевые с покровом из *Cladonia mitis* Sandst. и *C. alpestris* (L.) Rabench.,¹ кустарничково-цетрариевые с *Cetraria nivalis* (L.) Ach., кустарничково-алекториевые с *Alectoria ochroleuca* (Hoffm.) Massal. и лишайниковые тундры с травянистыми растениями.

Кустарничково-лишайниковые тундры отмечены на 39 площадках, расположенных на высотах от 480 до 800 м над ур. м., преимущественно на склонах северо-восточной экспозиции горы Вудьяврчорр.

В кустарничковом покрове отмечены *Empetrum hermaphroditum* (Lge.) Hagerup — сор₁ — сор₂; *Vaccinium uliginosum* L. — сор₁—сор₂; *V. vitis-idaea* L. — sp, чаще сор; реже — *Arctous alpina* (L.) Nied., *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv. и др. Проективное покрытие кустарничков составляет 10—35%.

Моховой покров развит слабо, его общее проективное покрытие 5—15%. Общее проективное покрытие лишайников в этих тундрах составляет 50—75%.

Выявлена зависимость распределения кустарничково-лишайниковых тундр от условий местообитания.

Кустарничково-цетрариевые и кустарничково-алекториевые тундры встречаются на участках, сильно обдуваемых ветром, со сравнительно мелким снежным покровом, при этом для кустарничково-цетрариевых тундр характерны более глубокий снежный покров и соответственно большая влажность почвы, чем для кустарничково-алекториевых (см. таблицу). Кустарничково-кладониевые тундры, как правило, находятся там, где действие сильных ветров смягчено довольно глубоким снежным покровом.

О различиях во влажности почв можно также судить косвенно по состоянию лишайника *Cetraria islandica* (L.) Ach.; в более влажных кустарничково-кладониевых тундрах он представлен широколопастной формой, а в кустарничково-цетрариевых и кустарничково-алекториевых тундрах (т. е. в более сухих местах) имеет узколопастную форму.²

Лишайниковые тундры с травянистыми растениями отмечены на 6 площадках, преимущественно на поперечной морене у оз. Сентесьярв и на склоне южной экспозиции горы Вудьяврчорр в умеренно влажных местах (см. таблицу).

Их отличительной чертой является наличие травянистых растений: *Festuca ovina* L., *Oxytropis sordida* (Willd.) Pers., *Bartsia alpina* L., *Poa alpina* L. и других, проективное покрытие которых составляет 30—40%.

Моховой покров образован *Dicranum congestum* Brid. (отмечен в основном на площадках с *Festuca ovina*), *Pleurozium schreberi* (Sm.) Mitt., *Racomitrium lanuginosum* (Hedw.) Brid. (встречается на участках с разнотравьем). Их проективное покрытие не более 10%.

В состав лишайникового покрова входят напочвенные виды: *Cetraria nivalis* — сор₃, чаще сор₂; *C. islandica* — sp.—сор₁; *Thamnolia vermicularis* (Sw.) Schaer.; *Cetraria nigricans* (Retz.) Nyl. и др. Проективное покрытие лишайников 40—50%.

Лишайниково-кустарничковые тундры встречаются равномерно по всему району. Они исследовались на 9 площадках,

¹ Определение лишайников и мхов выполнил автор статьи. Определения лишайников проверены А. В. Домбровской. Определения мхов сделаны при консультации Р. Н. Шлякова.

² Формы выделены К. А. Рассединой (1953).

Некоторые экологические условия в растительных сообществах Хибинских гор

Тундры	Влажность, %	Реакция среды рН
Кустарничково-лишайниковые		
Кустарничково-цетрариевые	2.4—15.7	3.9—4.5
Кустарничково-кладониевые	20—25	3.7—7.4
Кустарничково-алекториевые	1.2—12.0	4.0—4.6
Лишайниковые с травянистыми растениями	20—30	4.6—5.0
Лишайниково-кустарничковые	23—32	4.0—4.2
Кустарничковые	15—25	4.4—5.0
Мохово-лишайниковые с видами		
<i>Dicranum</i>	20—30	4.7—5.2
<i>Aulacomnium</i>	30—34	6.0—6.2
<i>Cladonia</i>	20—25	4.2—4.4
<i>Cetraria</i>	15—20	4.2—4.4
<i>Stereocaulon</i>	40—45	4.0—4.2
Лишайниково-моховые и кустарничково-лишайниково-моховые	40—50	5.0—5.2
Кустарничково-моховые с		
<i>Hylocomium splendens</i> и <i>Pleurozium schreberi</i>	60—70	5.0—6.0
<i>Aulacomnium turgidum</i> и <i>Dicranum spadicum</i>	(реже 40—50) 50—65 (местами 45)	6.0—6.6
Моховые с травянистыми растениями		
<i>Dicranum scoparium</i>	59—63	3.0—4.0
<i>D. elatum</i>	40—48	4.6—5.0
<i>D. majus</i>	53—65	4.3—5.6
<i>Drepanocladus uncinatus</i>	40—44	4.0—5.0
Мохово-кустарничковые с видами		
<i>Dicranum</i>	50—60	4.3—5.0
<i>Polytrichum hyperboreum</i>	30—45	4.6—4.9
<i>Pleurozium schreberi</i>	60—70	5.0—5.2
Ерниковые с		
<i>Pleurozium schreberi</i>	60—75	5.0—5.6
<i>Hylocomium splendens</i>	60—75	5.6—6.0
видами <i>Cladonia</i>	30—40	4.4—4.7

располагающихся на высотах от 420 до 800 м над ур. м., в основном по выпуклым, всхолмленным участкам, в местах, где сдувается снежный покров.

Из кустарничков для этих тундр характерны *Empetrum hermaphroditum* — сор₁—сор₂, *Vaccinium uliginosum* — сор₁—сор₂, *V. vitis-idaea* — сор₁—сор₃, *Arctous alpina*, *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spr. и др. Покрытие кустарничками составляет 30—45%. Моховой покров развит слабо — покрытие 5—10%.

Лишайниковый покров состоит из *Cetraria islandica*, *C. nivalis*, *Cladonia alpestris*, *C. rangiferina*; местами отмечена примесь *Stereocaulon paschale* (L.) Hoffm., *Peltigera aphthosa* (L.) Willd. и др. Проективное покрытие 25—35%.

Несмотря на то что лишайниково-кустарничковые тундры расположены на выпуклых элементах рельефа, почвы под ним сравнительно влажные. С этим, по-видимому, связано высокое обилие кустарничков и сравнительно низкое — лишайников. Реакция почвенной среды отчетливо кислая, лишь в одном случае на южном склоне горы Вудъяврчорр отмечен рН 6.2.

Кустарничковые тундры представлены на 9 площадках, расположенных на высотах от 450 до 600 м над ур. м., равномерно по всему району исследования.

В кустарничковом покрове обильны *Empetrum hermaphroditum* — сор₂—сор₃, *Arctostaphylos uva-ursi* — сор₁—сор₂, *Arctous alpina* — сор₁; в редких случаях — *Vaccinium myrtillus* L. и др. Проективное покрытие кустарничков — 50—70%. Моховой покров развит очень слабо, покрытие обычно не более 20%.

Лишайниковый покров довольно богат видовым составом. Здесь встречается *Cetraria nivalis*, *C. cucullata* (Bell.) Ach., *C. crispa* (Ach.)

Nyl., *C. islandica* (узколопастная форма), *Cladonia mitis*, *C. rangiferina*, *C. gracilis* (L.) Willd., *Stereocaulon paschale*, *Peltigera rufescens* (Weis.) Humb., *Nephroma arcticum* (L.) Torss, однако покрытие лишайниками не более 10—15%.

Кустарничковые тундры встречаются, как правило, на выпуклых участках склонов, на сравнительно сухих почвах (см. таблицу), что отрицательно сказывается на развитии мохового покрова.

Мохово-лишайниковые тундры отмечены на 16 площадках, преимущественно на склонах северо-восточной экспозиции горы Вудьяврчорр, на высотах от 500 до 750 м над ур. м. В этих тундрах несколько больше видовое разнообразие сосудистых растений, причем, кроме обычных кустарничков, часто встречаются *Phyllodoce coerulea* (L.) Bad., *Calluna vulgaris* (L.) Hill и другие виды, однако их покрытие не более 20%.

Условия обитания в этих и кустарничково-лишайниковых тундрах близки, но, как правило, первые распространены в местах с более глубоким снежным покровом и на более влажных почвах. В связи с этим увеличивается роль мхов: *Dicranum congestum* — сор₂—сор₃, *D. elongatum* Schleih. — сор₂ и др. Иногда встречается *Aulacomnium turgidum* (Wahlenb.) Schwaegr., главным образом на микропонижениях рельефа (см. таблицу).

Лишайники представлены кустистыми видами *Cladonia* (*C. mitis*, *C. alpestris* и др.) или *Cetraria* (*C. islandica*, *C. cucullata* и др.), которые распространены по повышениям микрорельефа; влажность здесь составляет 20—25, местами 15—20% и pH=4.2—4.4.

На участках, где увеличивается количество *Stereocaulon paschale*, отмечен более глубокий снежный покров, соответственно больше влажность почв, pH несколько ниже (см. таблицу).

Лишайниково-моховые и кустарничково-лишайниково-моховые тундры отмечены на 8 площадках, на высоте 450—700 м над ур. м., равномерно по всему району исследования.

От мохово-лишайниковых тундр они отличаются большим количеством кустарничков — *Empetrum hermaphroditum* — сор₁—сор₂, *Phyllodoce coerulea* — sp—сор₁, *Betula nana* L. — sp—сор₁, местами *Cassiope tetragona* (L.) D. Don, а также составом мохового покрова. Проективное покрытие кустарничков 10—30%.

Моховой покров образуют *Pleurozium schreberi* — сор₁—сор₃, *Dicranum congestum* — сор₁, *Rhacomitrium lanuginosum* — sp—сор₁, *Aulacomnium turgidum* — sp—сор₁ и др. Покрытие 40—50%.

Лишайниковый покров состоит из *Cladonia* (*C. mitis*, *C. rangiferina*, *C. alpestris* и др.), *Cetraria* (*C. islandica*, *C. cucullata*, *C. nivalis* и др.), *Stereocaulon paschale*, *Solorina crocea* (L.) Ach. и др. Покрытие лишайниками — 30—40%.

Эти тундры встречаются во влажных местах со значительным снежным покровом (см. таблицу).

Кустарничково-моховые тундры отмечены на 22 площадках, преимущественно на склонах северо-восточной экспозиции горы Вудьяврчорр.

Кустарничковый покров образуют *Vaccinium uliginosum* — сор₁—сор₂; *Empetrum hermaphroditum* — сор₁—сор₂, реже сор₃; *Phyllodoce coerulea* — sp—сор₁; иногда *Harrimanella hypnoides* (L.) Cov. — sp. и др. Проективное покрытие — 15—30%.

Моховой покров состоит из *Hylocomium splendens* (Hedw.) B. S. G. — сор₂—сор₃; *Pleurozium schreberi* — сор₁—сор₃; *Dicranum spadicum* Zett. — сор₂—сор₃, реже сор₁; *Aulacomnium turgidum* — сор₁—сор₂, и др. Покрытие мхами 60—75%. Покрытие лишайниками 5—10%. Встречаются *Cladonia mitis*, *C. alpestris*, *C. turgida* (Ehrh.) Hoffm., *C. gracilis*, *Cetraria islandica*, на обнаженной почве — *Solorina crocea*. Для этих тундр характерна неравномерность увлажнения почв; четко прослеживается зависимость видового состава мохового покрова от pH (см. таблицу).

Особое место среди моховых тундр занимают тундры с травянистыми растениями. Они отмечены на 9 площадках на высоте 420—500 м над ур. м.,

преимущественно на склонах северо-восточной экспозиции горы Вудьявр-чорр.

В кустарничковом покрове здесь встречаются виды *Salix* (*S. lanata* и др.), а также *Empetrum hermaphroditum*, *Phyllodoce coerulea* и др. Проективное покрытие 10—20%.

Для этих тундр характерно наличие травянистых растений — *Festuca ovina*, *Juncus trifidus* L., *Carex bigelowii* Torr., *Polygonum viviparum* L. и других, проективное покрытие которых составляет 15—35%.

Мхи (40—50% от общего состава) представлены главным образом видами *Dicranum* (*D. scoparium*, *D. elatum* Lindb., *D. majus* Turn.), *Drepanocladus uncinatus* (Hedw.) Warnst. Из лишайников (25—30% от общего состава) наиболее часто встречаются *Cetraria islandica*, *Stereocaulon paschale*, *Cladonia mitis*, реже *Peltigera canina* (L.) Willd., *Cladonia elongata* (Jacq.) Hoffm. и др.

Как правило, эти тундры приурочены к влажным местам, где реакция среды колеблется от кислой до среднекислой. В зависимости от величины влажности и реакции среды выделены площадки с доминированием в напочвенном покрове тех или иных мхов (см. таблицу).

Мохово-кустарничковые тундры отмечены на 15 площадках, расположенных на высотах 500—700 м над ур. м., главным образом по пологим склонам гор, равномерно по всему району исследования.

Особенностью этих тундр является присутствие в кустарничковом покрове *Betula nana* — sp—сор₁; кроме того, здесь растут *Empetrum hermaphroditum* — сор₃, *Vaccinium uliginosum* — sp—сор₁, *Andromeda polifolia* L. и др.; их проективное покрытие 40—50%.

Моховой покров образуют в основном *Dicranum majus* — сор₁—сор₂, *D. scoparium* — sp—сор₁, *D. congestum* — сор₁, *Pleurozium schreberi* — сор₁—сор₂; реже *Polytrichum hyperboreum* R. Br. и др. Покрытие мхами 30—40%.

В лишайниковом покрове отмечены *Cetraria islandica* — сор₁—сор₂; виды *Cladonia* (*C. mitis*, *C. rangiferina* и др.), *Nephroma arcticum*, *Peltigera erumpens* (Tayl.) Vain и др.

На основании наших данных можно сделать следующие выводы.

1. Состав горно-тундровых растительных сообществ Хибинских гор определяется не только глубиной снежного покрова и длительностью его сохранения (Шляков, 1961; Медведев, 1964; Домбровская, 1970), но и условиями увлажнения и реакцией среды pH.

2. Тундры с преобладанием лишайников приурочены к сухим почвам; особенно это относится к кустарничково-алекториевым и кустарничково-цетрариевым. В их местообитаниях влажность почв составляет соответственно 1.2—12.0 и 2.4—15.7%; в кустарничково-кладониевых тундрах влажность почв несколько выше 20—25%. Четкой зависимости между реакцией среды и видовым составом лишайников не отмечено.

3. Тундры с преобладанием мхов в напочвенном покрове приурочены к более влажным местам. Прослеживается довольно четкая зависимость видового состава мохового покрова от величины pH.

ЛИТЕРАТУРА

- Афонина О. М. (1974). Бриофлора Чукотского полуострова. Канд. дисс., БИН, Л. — Благодатских Л. С. (1974). Бриофлора центральной части Западного Таймыра. Канд. дисс., БИН, Л. — Боч М. С. (1972). О применении индикационных свойств растительности болот при установлении типа питания. В кн.: Основные принципы изучения болотных биогеоценозов, 15—25. — Боч М. С., И. В. Игнатенко, В. И. Василевич. (1969). О связи растительности и почв в некоторых типах тундр и полигональных болот. Бот. ж., 54, 8. — Домбровская А. В. (1970). Лишайники Хибин. Л. — Медведев П. М. (1964). Роль тепла и влаги в трудных климатических условиях. Л. — Рассадина К. А. (1953). Новые и интересные лишайники. В кн.: Новости систематики, 9 : 12—16. — Шляков Р. Н. (1961). Флора листостебельных мхов Хибинских гор.

ОБЗОРЫ

УДК 581.133.8 : 0001.2

М. Я. Школьник, А. Н. Маевская

РАЗЛИЧИЯ В ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТИ К БОРНОМУ ДЕФИЦИТУ
РАЗНЫХ ТАКСОНОВ И ИХ ПРИЧИНЫM. YA. SHKOLNIK, A. N. MAJEVSKAYA. DISTINCTIONS
IN SENSIBILITY TO BORIC DEFICITE IN DIFFERENT TAXA AND THEIR REASONS

Уорингтон впервые доказала необходимость бора для растений (Warington, 1923). Она обнаружила интересное явление: ряд видов из сем. бобовых не могли нормально расти в водной культуре, в отсутствие бора и у них происходило отмирание точек роста, другие же растения в этих условиях (рожь, ячмень) развивались нормально без этого элемента. Уорингтон пришла к заключению, что бор не нужен злакам.

В дальнейшем были обнаружены сильная задержка роста и отмирание точек роста при борном голодании не только у бобовых, но и у многих двудольных: подсолнечника, льна, конопли, гречихи, табака, томатов и др. (Школьник, 1934, 1935; Löhnis, 1937, и др.).

В опубликованных в 1934 и 1935 гг. работах М. Я. Школьника было показано, что в водных культурах у некоторых двудольных — льна, конопли и люцерны — отмирание точек роста наступает очень рано — при появлении первой пары настоящих листьев (подсолнечник — рис. 1) или двух пар настоящих листьев (лен, конопля, люцерна); это сопровождается полной остановкой роста боковых корней. Он обратил внимание на разные сроки отмирания точек роста у различных двудольных при борном голодании. Наряду с растениями, у которых отмирание точек роста происходит очень рано, имеются виды, например перилла, у которых этот процесс наступает значительно позже — при наличии нескольких пар листьев. Эти факты дали основание Школьнику разделить двудольные по степени чувствительности к борной недостаточности на 2 группы: к первой были отнесены растения (подсолнечник, лен, конопля, люцерна и др.), у которых отмирание точек роста стебля наступает очень рано; у растений второй группы (наприме^р, перилла) — значительно позднее. В работе Лэнис (Löhnis, 1937) также были получены данные, свидетельствующие о наличии двух групп двудольных, различающихся по чувствительности к борной недостаточности.

Большое значение имели работы, в которых было показано, что представления о том, что злакам бор не нужен, неверны; у некоторых злаков при борном дефиците было обнаружено сильное подавление роста вегетативных побегов, заканчивающееся их гибелью. Эти явления наступают у них, однако, значительно позже, чем у двудольных растений первой группы. По этой причине Уорингтон (1923), проводившая опыты с молодыми проростками ячменя, не обнаружила угнетения растений при недостатке бора. Следует отметить, что внешние симптомы борной недостаточности у злаков иные, чем у двудольных. У последних при этом наблюдается побурение верхушечных листьев и конуса нарастания и после этого быстро отмирают точки роста, у злаков же на листьях появляются хлоротичные полосы по ходу жилок, побурение листьев слабо выражено, а отмирание листьев и точек роста сильно затягивается. Кроме того, как



Рис. 1. Отмирание точек роста у проростка подсолнечника, вызванное недостатком бора.



Рис. 2. Влияние дефицита бора на рост кукурузы.

1 — без бора, 2 — с бором.



Рис. 3. Влияние дефицита бора на рост пшеницы.

1 — без бора, 2 — с бором.



Рис. 4. Влияние дефицита бора на формирование генеративных органов у пшеницы, а — без бора, пыльники отсутствуют; б — с бором, пыльники хорошо развиты.

будет показано ниже, среди злаков имеется группа видов, у которых при борном дефиците не отмирают точки роста и остается способность при небольшом угнетении роста нормально закончить рост вегетативных побегов.

Первыми, кто показал угнетение злаков при борном голодании, были Sommer и Липман (Sommer, Lipman, 1926); они обнаружили гибель растений ячменя в фазе кущения при борном дефиците. Позже С. Н. Дроздов (1956) и В. А. Новиков (1967) установили, что у ячменя критическим периодом по потребности в боре является период появления первых пыльников. Мартин (Martin, 1934) выявил яркие признаки борной недостаточности и гибель растений у пяти сортов сахарного тростника. То же было показано в работе М. Я. Школьника и В. П. Боженко (1960) у кукурузы (рис. 2).

Школьник (1935) установил, что у пшеницы (рис. 3) и суданской травы при исключении бора из питательной среды может закончиться рост вегетативных побегов; при этом наблюдается только небольшое отставание в росте и не происходит отмирания точек роста стеблей, однако формирование репродуктивных органов у них резко нарушается. В опыте с пшеницей многие лишённые бора растения образовывали совершенно стерильные колосья. У суданской травы урожай семян в варианте без бора был ниже в 10 раз. Кроме того, наблюдалась задержка в выметывании метелки на 10—13 дней.

Одельен (Odelien, 1937) показал, что при известковании торфяной почвы, резко повышающем потребность растений в боре, у тимopheевки, овса и пшеницы (в отличие от ячменя) не было отчетливых признаков дефицита бора. Малая отзывчивость к дефициту бора в период роста вегетативных побегов проявляется у овса и в опытах, проведенных М. Я. Школьников, Н. А. Макаровой и др. (1956). Однако при этом наблюдалась полная стерильность метелки у овса.

Как обнаружила Лэнис (1937), к злакам, у которых при борном голодании вегетативные побеги растут более или менее нормально, а большие нарушения проявляются только при формировании генеративных органов, относится рожь. В работе М. Я. Школьника и Е. А. Соловьевой-Троицкой (1962) показано, что в отсутствие бора у пшеницы не формируются пыльники (рис. 4).

Е. А. Троицкая и Т. Б. Батыгина (1970) изучили влияние борной недостаточности на макро- и микроспорогенез. Они показали, что стерильность колоса у пшеницы при недостатке бора — следствие нарушения микроспорогенеза. При недостатке бора задерживается дифференцировка пыльников, происходят нарушения в развитии спорогенной ткани, наблюдаются нерасхождение хромосом и выбросы хроматина (рис. 5). Нарушения митоза и мейоза в спорогенной ткани в отсутствие бора приводят в дальнейшем к полной дегенерации гнезд пыльников, вследствие чего не заканчивается формирование пыльников и пыльцы.

Данные о различном поведении разных злаков при борном голодании показали, что их можно также разделить на 2 группы по чувствительности к недостатку бора. К первой группе относятся растения, чувствительные к недостатку бора в период роста вегетативных побегов, — кукуруза, сахарный тростник, ячмень и др. Вторая группа включает малочувствительные к недостатку бора в этот период растения — пшеницу, овес, рожь, тимopheевку.

О реакции других однодольных на борное голодание сведений мало. Лэнис (1937) обнаружила, что *Allium cepa* L. нуждается в боре уже на ранних фазах развития. Он необходим для формирования нормальных цветков и семян. Майер (Maier, 1938) показал, что у *Tradescantia albiflora* Kunth emend Brueckn при недостатке бора наблюдаются подавление роста и почернение конусов нарастания; Райаратхам и др. (Rajaratnam et al., 1971) обнаружили при борном дефиците нарушения в росте веерной пальмы *Elaeis guineensis*.

Приведенные данные свидетельствуют о различиях в чувствительности разных видов однодольных и двудольных к борной недостаточности.



Рис. 5. Продольный срез микроспorangия яровой пшеницы на стадии формирования спорогенной ткани при недостатке бора. Видны выбросы хроматина.



Рис. 6. Влияние дефицита бора на рост ириса.

слева — с бором, справа — без бора.



Рис. 7. Влияние дефицита бора на рост традесканции.

слева — с бором, справа — без бора.

Выяснилось также, что не только разные виды, но и различные сорта одного вида могут различаться по чувствительности к недостатку бора (Löhnis, 1937).

Полученные данные о реакции растений на недостаток бора представляют большой интерес, так как при изучении потребности разных видов растений в других макро- и микроэлементах не замечено столь больших различий между разными видами.

Еще более удивительные факты были обнаружены у низших растений. Доказано отсутствие потребности бора у грибов (Bowen, Gauch, 1966), выявлена необходимость бора диатомовым водорослям (Lewin, 1966), но не зеленым (Dear, Aronoff, 1966). Левин (Lewin, 1966) показал, что бор необходим 12 видам морских диатомовых водорослей из класса

Pennatophyceae, 4 видам морских диатомовых из класса Centrophyceae и 8 видам пресноводных диатомовых. Все эти факты требовали объяснения.

Нас заинтересовал вопрос о причинах различной чувствительности высших растений — однодольных и двудольных — к недостатку бора. Данные по этому вопросу собирались на протяжении 50 лет, при этом степень очистки питательных растворов от примесей бора была различна в разное время и в разных исследованиях, следовательно, не было гарантии, что во всех случаях были получены достоверные и сравнимые результаты. В связи с этим возникла необходимость проведения широких экспериментов с различными по чувствительности к недостатку бора однодольными и двудольными. Естественно, что во всех таких опытах степень очистки питательных растворов от примесей бора должна была быть одинаковой. Мы провели такую работу (неопубликованные данные). Из двудольных в опыт был взят ряд уже изучавшихся в этом плане бобовых — горох, соя, люпин, кормовые бобы, фасоль, а также ранее не исследованный нут. Были изучены также огурцы, впервые привлекавшие нас для такого рода опытов. Из однодольных в опыт были включены уже изучавшиеся злаки — пшеница, овес, кукуруза, просо, сорго, суданская трава, а также впервые нами изученные *Iris ensata* Thunb. и *Tradescantia fluminensis* Vell. emend Brueckn.

Эти исследования подтвердили наличие различных по чувствительности к недостатку бора групп однодольных и двудольных. К первой группе растений, наиболее чувствительных к борному дефициту, из двудольных относятся огурцы, ко второй, менее чувствительной группе — горох, люпин, соя, чина и нут. Из однодольных в первую группу входят кукуруза, просо, сорго, суданская трава, ирис (рис. 6) и традесканция (рис. 7), во вторую — пшеница и овес.

У двудольных недостаток бора ведет к сильному утолщению боковых корешков, подавлению и прекращению их роста; у злаков же при этом рост корней слабо тормозится, они не утолщаются, а у некоторых растений (например, у проса) при борном дефиците корни были даже длиннее и тоньше, чем у контрольных растений.

Полученные нами результаты заставляют внести поправку в данные Гроссенбахера и Ливингстона (Grossenbacher, Livingston, 1936); при исключении бора из питательной среды в опытах с сорго они наблюдали только небольшое подавление роста вегетативных побегов. По всей вероятности, это объясняется большей загрязненностью среды бором в опытах авторов по сравнению с нашими опытами. Наши новые данные отличаются также от наших прежних результатов (Школьник, 1935), касающихся чувствительности суданской травы к борному дефициту: это растение способно было при борном дефиците развивать нормальные вегетативные побеги, чего не наблюдалось в наших последних опытах. Пока трудно сказать, связано ли это с сортовыми различиями или с разной степенью очистки питательной среды от следов бора.

Чем же объяснить различия в поведении растений разных таксонов при борном голодании? Долгое время на этот вопрос, несмотря на наличие многих гипотез о физиологической роли бора, нельзя было ответить. Это стало возможным только после того, как стало известно (Perkins, Aronoff, 1956; Watanabe et al., 1964; Dear, Aronoff, 1965; Lee, Aronoff, 1967; Троицкая и др., 1971; Школьник, Абышева, 1971, 1975 и др.), что при борном дефиците накапливаются фенольные соединения, в том числе фенольные ингибиторы роста (Dear, Aronoff, 1965; Школьник, Абышева, 1975), и когда в лаборатории микроэлементов Ботанического института АН СССР был получен ряд данных о больших различиях в накоплении фенолов и о других особенностях фенольного обмена у однодольных и двудольных.

Установлены факты, свидетельствующие, что однодольные при борной недостаточности накапливают меньше токсически действующих фенолов, чем двудольные; благодаря этому они меньше страдают при борном дефиците. Приведем эти данные.

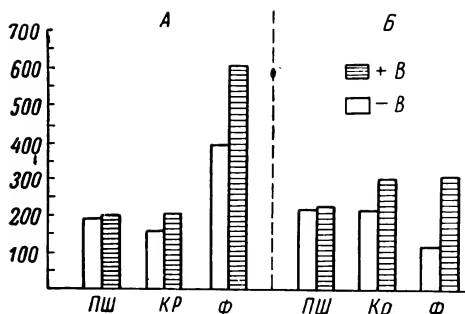


Рис. 8. Влияние дефицита бора на активность глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы.

А — в момент появления первых признаков недостаточности бора, Б — во время яркого проявления борной недостаточности.

пш — пшеница, кр — кукуруза, ф — фасоль. На оси ординат — активность фермента в мкг НАДФ₂ на 1 мг белка.

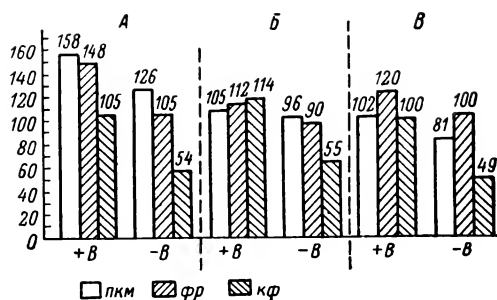


Рис. 9. Влияние дефицита бора на содержание оксикоричных кислот — п-кумаровой (пкм), феруловой (фр) и кофейной (кф) — в листьях кукурузы.

А — признаки борной недостаточности отсутствуют, Б — начальные признаки недостаточности, В — признаки недостаточности хорошо выражены.

По оси ординат — количество кислоты в мкг на 1 г сыр. веса.

1. У злаков при борном голодании (в отличие от двудольных) не происходит увеличения пентозофосфатного пути в окислении сахаров, ведущего к накоплению фенолов; так, у злаков не повышается (пшеница) или слабо повышается (кукуруза) активность ведущего фермента пентозофосфатного пути — глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы, у двудольных же активность этого фермента при недостатке бора возрастает в 1.5—2 раза (рис. 8) (Школьник, Ильинская, 1975).

2. У злаков (кукуруза) при недостатке бора не происходит увеличения содержания трех сложных эфиров оксикоричных кислот — 3-О- и 5-О-кофеилхинных (хлорогеновая + неохлорогеновая кислоты), 3-О- и 5-О-ферулоилхинных и 3-О- и 5-О-кумароилхинных (рис. 9) (Школьник, Крупникова, Давыдова, 1972), между тем у двудольных дефицит бора ведет к значительному повышению содержания оксикоричных кислот — кофейной и хлорогеновой (Perkins, Aronoff, 1956), являющихся ингибиторами роста. Полученные на кукурузе данные были подтверждены на другом однодольном растении — веерной пальме *Elaeis quinensis* (Rajaratham et al., 1970), у которой при недостатке бора тоже не наблюдалось накопления кофейной и хлорогеновой кислот. Как показала Т. А. Крупникова (1970), при борном дефиците у кукурузы не происходит также повышения общего содержания флавоноидов, их количество даже снижалось, у двудольных же оно возрастает (Школьник, Абышева, 1975).

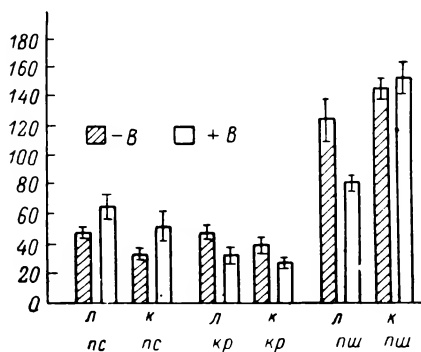


Рис. 10. Влияние дефицита бора на активность ИУК-оксидазы.

пс — подсолнечник, кр — кукуруза, пш — пшеница; л — листья, к — корни.

На оси ординат — активность фермента в микрограммах разрушенной ИУК на 100 мг сыр. веса.

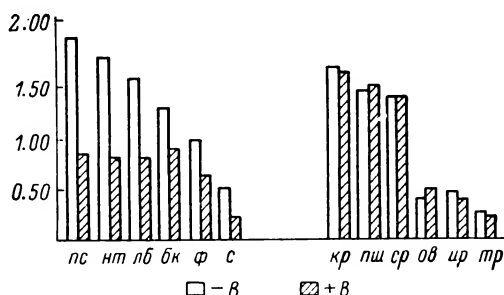


Рис. 11. Влияние дефицита бора на активность β-глюкозидазы некоторых двудольных и однодольных.

пс — подсолнечник, нт — нут, лб — люпин белый, бк — бобы кормовые, ф — фасоль, с — соя, кр — кукуруза, пш — пшеница, ср — сорго, ов — овес, ир — ирис, тр — традесканция.

3. При борном голодании активность ауксиноксидазы у двудольных резко снижается вследствие накопления фенольных ингибиторов этого фермента — кофейной и хлорогеновой кислот; наоборот, у злаков при этом происходит повышение активности ауксиноксидазы (рис. 10) (Школьник и др., 1964; Крупникова, 1967; Крупникова и др., 1975), у них не увеличивается содержание ее фенольных ингибиторов.

4. При борном дефиците у однодольных наблюдается незначительное изменение активности фермента фенольного обмена (β -глюкозидазы) в отличие от двудольных (рис. 11) (Маевская и др., 1976). У некоторых злаков, например у сорго, вообще не обнаружено различий в активности этого фермента у растений, получивших и не получивших бора, или же активность его в варианте без бора даже ниже (как это наблюдалось у овса).

Меньшая активность β -глюкозидазы у однодольных указывает на меньшее накопление у них агликонов, более токсичных, чем глюкозиды. Одним из доказательств большей токсичности агликонов являются сведения Стэнлида (Stenlid, 1968), что агликоны — флоретин и нарингенин — сильно ингибируют окислительное фосфорилирование, а глюкозиды таким действием не обладают.

Таким образом, однодольные не только накапливают при борном дефиците меньше фенолов, но в отличие от двудольных могут накапливать более токсичные фенолы — агликоны; они обладают, по-видимому, и большей устойчивостью к высоким концентрациям фенолов. Это было обнаружено в работе Майера и Полякова-Майбера (Mayer, Polyakoff-Mayber, 1963), которые показали, что прорастающие семена злаков более устойчивы к кумаринам.

Было бы неверно считать, что только у двудольных дефицит бора ведет к повышению содержания фенольных соединений; это происходит и у однодольных, но в меньшей степени. Так, Райратхам и Лоури (Rajaratnam, Lowry, 1974) обнаружили повышение содержания феруловой и ванилиновой кислот у веерной пальмы при борном голодании.

Меньшее накопление фенольных соединений, в том числе фенольных ингибиторов роста, у однодольных при борном дефиците — только одна из причин их меньшей чувствительности к недостатку бора. Как известно, главным признаком борного голодания являются побурение тканей и отмирание точек роста. Ли и Аронов (Lee, Aronoff, 1967) высказали предположение, что эти процессы связаны с накоплением окисленных, более токсичных форм фенольных соединений. В том же году Школьник (1967) высказал предположение, что бор благодаря способности образовывать комплексы с фенолами может изменять их свойства и снижать их ингибиторную способность.

В пользу того, что при борном дефиците усиливается накопление окисленных фенолов, свидетельствует повышение активности полифенолоксидазы у двудольных при борном голодании (Reed, 1947; MacVicar, Burris, 1948). Снижение содержания окисленных фенолов под влиянием бора связано с уменьшением активности полифенолоксидазы; это вызвано, по-видимому, меньшим содержанием субстратов фермента — полифенолов — у получивших бор растений (Школьник, 1974). В этой работе М. Я. Школьник, обобщая имеющиеся данные и представления об особенностях фенольного обмена при борном дефиците, выдвинул свою концепцию физиологической роли бора. Согласно этим представлениям, при борной недостаточности происходит интоксикация растений под влиянием окисленных фенолов, ведущая ко всеобщему нарушению обмена веществ. При разработке этой концепции значительную роль сыграли полученные им с сотрудниками данные о большем накоплении фенолов при борном голодании у более чувствительных к борному дефициту двудольных растений. Возможно, что бор обуславливает снижение содержания в растениях окисленных фенолов благодаря его способности комплексоваться с фенолами, что делает их менее атакуемыми полифенолоксидазой.

Приведенные факты и выдвинутая М. Я. Школьников концепция дают возможность объяснить причины больших различий в сроках отмирания

точек роста у однодольных и двудольных и разных видов в пределах этих групп и объяснить, почему у второй группы однодольных — пшеницы, ржи, овса и тимopheевки — не происходит отмирания точек роста и рост вегетативных побегов протекает нормально.

Начнем с последнего вопроса. Ответ на него дают работы Власюк, Климовицкой (1951) и Серединой (1974), в которых показано, что у растений второй группы злаков — у озимой ржи и овса — полифенолоксидаза в листьях совершенно не активна на протяжении всего онтогенеза, благодаря этому у них не накапливаются окисленные фенолы и не происходит отмирания точек роста вегетативных побегов. В работе М. Я. Школьника, Т. А. Крупниковой и Ю. С. Смирнова (неопубликованные данные) у пшеницы и сорго, как в норме, так и при борной недостаточности, в вегетативных побегах практически отсутствует активная полифенолоксидаза, у кукурузы же наблюдается активность фермента, но более низкая, чем у двудольных. Эти факты показывают, что не только у злаков второй группы по чувствительности к борной недостаточности (пшеница и другие) может отсутствовать активная полифенолоксидаза, но это может наблюдаться и у представителей первой группы (сорго).

Отсутствие полифенолоксидазной системы или ее низкая активность у перечисленных злаков второй и некоторых из первой групп может быть связана с наличием большого количества трудно окисляемых полифенолоксидазой фенолов, у которых в фенольном кольце наряду с оксигруппами имеются метоксигруппы (например, феруловая, ванилиновая, сиреневая и синаповая кислоты), и с меньшим количеством фенолов, содержащих в бензольном кольце только оксигруппы, легко окисляющиеся полифенолоксидазой (например, кофейная и хлорогеновая кислоты и др.). Известно, что злаки, которые более устойчивы к борной недостаточности, чем двудольные, всегда содержат феруловую кислоту (Bate-Smith, 1968). Этим они выделяются среди всех других семейств, как однодольных, так и двудольных. Пшеница отличается высоким содержанием не только феруловой, но и ванилиновой и сиреневой кислот (Чигрин, Розум, 1969).

Значительно большая чувствительность злаков первой группы (кукуруза, просо, сорго и др.) и отмирание у них листьев или точек роста при борном дефиците объясняется наличием у них более высокой, чем у злаков второй группы, активности полифенолоксидазы, к тому же усиливающейся при борном голодании. Так, С. А. Абдурашитов (1957) обнаружил у кукурузы (в отличие от представителей второй группы злаков — овса и озимой пшеницы), хотя и небольшую, полифенолоксидазную активность и высокую активность пероксидазы, которая способна, подобно полифенолоксидазе, окислять фенолы до хинонов. Это же наблюдали у кукурузы М. Я. Школьник и Т. В. Чиркова (1958).

Причиной очень сильного подавления роста у кукурузы при борном дефиците является также наличие у нее в норме большого набора фенольных соединений; среди них обнаружен в значительных количествах агликон кверцетин (Крупникова, 1976) — сильный ингибитор роста.

Таким образом, подавление роста у первой группы злаков при борном дефиците может быть вызвано как увеличением активности полифенолоксидазы, так и наличием больших количеств какого-либо фенольного или фенольных ингибиторов роста. У некоторых растений этой группы, например у сорго, у которого, как сообщалось, не обнаруживается активная полифенолоксидаза, подавление роста при борном голодании вызывается увеличением содержания какого-либо или каких-либо фенольных ингибиторов роста. Это означает, что интоксикация растений при борном голодании только у двудольных растений всегда вызывается накоплением окисленных фенолов — хинонов, у некоторых же злаков она может вызываться фенольными ингибиторами роста.

Большая чувствительность к недостатку бора двудольных, особенно их первой группы (подсолнечник, лен, огурцы), объясняется, по-видимому, наличием у них значительного количества легко окисляемых фенолов, высокой активностью полифенолоксидазы и накоплением в связи с этим



Рис. 12. Влияние дефицита бора на рост огурцов. Слева — с бором, справа — без бора (видно сильное подавление роста боковых корешков в варианте без бора).

токсических продуктов их окисления типа хинонов. Известно, например, что у сахарной свеклы, относящейся к первой группе двудольных, наименее устойчивых к борному голоданию, дыхание листьев в основном (на 80 %) осуществляется за счет полифенолоксидазной системы (Михлин, Колесников, 1947). В. Э. Понтович (1949) приводит данные о высокой активности полифенолоксидазы у подсолнечника, относящегося к той же группе двудольных, а также в каллусах *Taraxacum hybernum* Stev. Таких примеров, касающихся двудольных этой группы, можно привести много.

Более позднее побурение тканей и отмирание точек роста у второй группы двудольных (горох, люпин и др.), возможно, объясняются не только более замедленной активацией полифенолоксидазы вследствие меньшего содержания легко окисляемых фенолов, но и пониженным содержанием у них фенольных ингибиторов роста и меньшим количеством свободных фенолов. Например, у люпина содержание связанных фенолкарбоновых кислот в десятки раз выше, чем свободных (Маштаков и др., 1971).

Мы уже указывали, что у двудольных дефицит бора ведет к сильному угнетению корневой системы, прекращению роста боковых корней, их утолщению и побурению (рис. 12), а у всех злаков, относящихся к обеим группам по чувствительности к борному голоданию, рост корней в этих условиях мало подавлен, они не утолщаются и не буреют (рис. 13). Чем же объяснить это различие?

В настоящее время появилась возможность дать ответ на этот вопрос, поскольку стало известно, что подавление роста и побурение тканей при борном голодании связаны с накоплением фенолов. Было непонятным, почему у многих двудольных корни, имеющие часто меньшее содержание фенолов, чем надземные органы (Крупникова, 1970), страдают от борного голодания сильнее вегетативных побегов? Оказалось, что дело не в общем составе и содержании фенолов, а в накоплении наиболее сильных фенольных ингибиторов роста, а в корнях их больше.

А. П. Волынец и др. (1969) установили, что люпин очень богат фенолами. Они выделили 25 фенольных соединений, в том числе не менее 8 флавоноидов; из них пять были подвергнуты более подробному анализу. Наиболее высоким содержание этих 5 флавоноидов оказалось в корнях. Среди флавоноидов же имеется много ингибиторов роста. Позже Волынец (1974) показал, что кверцетин является сильным ингибитором роста корней кормовых бобов. Он встречается у большинства двудольных (Bate-Smith, 1962), но отсутствует у всех злаков (Bate-Smith, 1968). Этим, по-видимому, и следует объяснить небольшое (по сравнению с двудольными) подавление роста корней у злаков при борном голодании.

Возможно также, что подавление роста корней при борном голодании связано и с увеличением содержания кумарина — скополетина, который обнаружен в кончиках корней в зоне растяжения корня (Pollok et al., 1954).

Растяжение клеток более чувствительно к природным ингибиторам, чем формообразовательные процессы (Турецкая и др., 1969).

Представляют также интерес данные, что скополетин тормозит корнеобразование. Показано (Mendez et al., 1968), что в тканях трудно укореняемых растений — *Alnus glutinosa* и *Fraxinus excelsior* — много этого ингибитора.

Долго нельзя было найти ответ на вопрос, почему у злаков второй группы, мало чувствительных к борному голоданию, в период роста вегетативных побегов при образовании репродуктивных органов сильно повышается потребность в боре и его дефицит ведет к полной стерильности цветков? Можно было предполагать, что это связано с наличием более активной полифенолоксидазы в репродуктивных органах, действие которой усиливается при борном голодании, в результате чего накапливаются токсические

продукты окисления фенолов. В пользу этого, казалось бы, говорили данные С. И. Пашкаря и др. (1973). Изучая значение фенольных соединений в цитоплазматической мужской стерильности у кукурузы, они обнаружили в метелках и особенно в пыльниках стерильных растений повышенную активность и увеличение набора изоферментов пероксидазы и полифенолоксидазы. Однако накопление продуктов окисления фенолов происходит в цветках только на более поздних этапах их развития. Н. В. Базилинская (1967) показала, что в первых фазах развития цветка, вплоть до образования тетрад пыльцы, окислительно-восстановительные процессы обеспечиваются дегидразами и пероксидазой, а полифенолоксидаза не обнаруживается или активность ее очень низка и только на более поздних этапах включаются цитохромоксидаза и полифенолоксидаза. Вместе с тем, как видно из работы Троицкой и Батыгиной (1970), в спорогенной ткани пыльников при борном дефиците еще до стадии образования тетрад происходят сильные нарушения, очевидно, вызываемые не накоплением окисленных фенолов (хотя это полностью исключить нельзя), а каких-то иных ингибиторов роста, к которым репродуктивные органы более чувствительны: некоторые из них действительно накапливаются только в этих органах. Есть немало сведений о том, что репродуктивные органы более чувствительны к неблагоприятным факторам, чем вегетативные. Имеются также данные (Минаева и др., 1968), полученные на *Vupleurum aureum* Fisch., что с переходом растений к цветению резко повышается количество флавоноидов, среди которых много ингибиторов роста. Показано, что фенольные ингибиторы, выделенные из пыльцы сосны, подавляют движение протоплазмы пыльцевых трубок и их рост. Природные ингибиторы обнаружены также и в семязпочке и ее частях. Выделенные из пыльцы и семязпочек фенольные ингибиторы роста задерживали оплодотворение семязпочек.



Рис. 13. Влияние дефицита бора на рост сорго. Слева — без бора, справа — с бором (видно отсутствие подавления роста корешков в варианте без бора).

Какова же природа этих ингибиторов? В вегетативных побегах больше всего глюкозидов, а флавоноидные агликоны, которые более токсичны, содержатся в ничтожных количествах. При изучении флавоноидных соединений вегетативных органов люпина С. М. Маштаков и др. (1971) не обнаружили флавоноидных агликонов. В то же время в цветках было найдено 11 флавоноидных агликонов, из которых пять были идентифицированы и оказались лютеолином, кверцетином, апигенином, кемпферолом и изорамнетимом. Из них преобладают лютеолин, кверцетин и апигенин. У В. Л. Кретовича (1961) имеется указание, что кверцетин найден в пыльце. Позднее А. П. Волюнец и Р. А. Прохорчик (1974) обнаружили в листьях люпина 8 флавоноидных агликонов, однако среди них не оказалось найденного в цветках кверцетина, который отличается особенно сильным ингибиторным действием. В листьях льна флавоноидные агликоны совершенно отсутствовали.

Нами (Школьник, Абышева, 1971) в листьях гречихи обнаружен кверцетин, но его содержание даже при борном голодании, удвоившем его содержание, было ничтожно. В цветках же, судя по данным Маштакова и др. (1971), его содержание довольно высоко и при борном голодании, видимо, значительно увеличивается.

Не исключено, что нарушение формирования репродуктивных органов обусловлено также кемпферолом, производные которого (наряду с производными кверцетина) являются сильными ингибиторами карбоксилирования ИУК (Кефели, 1974).

Токсическое действие агликонов показано Г. Я. Губановым (1969). Он обнаружил у пораженных вилтом растений хлопчатника накопление агликонов, которые, по его мнению, играют большую роль в патологии хлопчатника, вызывая отравление и увядание растений.

Есть основания полагать, что к нарушениям жизнедеятельности репродуктивных органов причастны также некоторые ингибиторы роста из широко представленной в цветках группы флавонолгликозидов, в частности флавонол-3-гликозид.

О токсическом действии флавонолгликозидов на репродуктивные органы свидетельствуют данные Мэвуса (Moevus, 1950). Он изучал причины самостерильности и перекрестноопыляемости (перекрестнофертильности) двух разновидностей *Forsythia intermedia*. Выяснилось, что самостерильность обусловлена тем, что пыльца не прорастает на рыльце. Причиной этого являются ингибирующие прорастание пыльцы вещества, которые были выделены и идентифицированы как флавонолгликозиды. Если перед опылением пыльца обрабатывалась борной кислотой, то самоопыление происходило благодаря образованию неактивного комплексного соединения флавонола с этой кислотой. Следовательно, бор способен не только снижать содержание фенольных ингибиторов роста, но и устранять их ингибирующее действие благодаря тому, что он может образовывать с ними комплексы.

Как видно из приведенных данных, кверцетин, по-видимому, имеет отношение к двум процессам, связанным с борным голоданием: подавление роста корней у двудольных и отмирание формирующихся генеративных органов. Сильное токсическое действие кверцетина объясняется, вероятно, тем, что он является кофактором полифенолоксидазы (Neumann et al., 1960). Следует отметить, что кверцетин не найден у животных, для которых бор не является необходимым элементом (Харборн, Симмондс, 1968).

В заключение следует отметить, что многочисленные данные о значении фенолов в вопросах таксономии и филогении (Bate-Smith, Lerner, 1954; Bate-Smith, 1958, 1962, 1965, 1968; Bate-Smith, Swain, 1967; Харборн, 1968; Харборн, Симмонс, 1968, и др.) могли навести исследователей на мысль, что в основе различий между таксонами по чувствительности к борному дефициту находятся различия в составе фенолов. К этой идее, однако, удалось прийти только после долгих поисков, когда выяснилась роль бора в фенольном обмене и были получены разносторонние сведения

об его нарушениях. Эти вопросы были уже изложены и обсуждены одним из авторов этой статьи (Школьник, 1974) и развиты в предлагаемой работе. Кроме того, приведенные данные указывают на большие различия в обмене веществ однодольных и двудольных растений.

ЛИТЕРАТУРА

- Абдурашитов С. А. (1957). Повышение холодостойкости кукурузы путем предпосевной обработки семян в растворах микроэлементов. Бот. ж., 42, 7. — Базилинская Н. В. (1967). О ферментах генеративных органов пшенично-пырейного гибрида. Бюлл. Гл. бот. сада, 64. — Власюк П. А., З. М. Климовицкая. (1951). Активность полифенолоксидазы в растениях под влиянием различных систем удобрений. ДАН СССР, 77, 6. — Волынец А. П. (1974). Эндогенные регуляторы роста и избирательность действия гербицидов. Автореф. докт. дисс. Вильнюс. — Волынец А. П., С. М. Маштаков, Н. П. Ламан. (1969). О динамике флавоноидов корней *Lupinus luteus* L. Физиол. раст., 16. — Волынец А. П., Р. А. Прохорчик. (1974). Фенольные соединения хлоропластов надосадочной жидкости и целых листьев желтого люпина и льна-долгунца. ДАН БССР, 18, 3. — Губанов Г. Я. (1969). Физиология вилта хлопчатника. Автореф. докт. дисс. Л. — Дроздов С. Н. (1956). Потребность в боре у пшеницы в онтогенезе. Зап. Ленингр. с.-х. инст., 11. — Кефели В. И. (1974). Природные ингибиторы роста и фитогормоны. — Кретович В. Л. (1961). Основы биохимии растений. — Крупникова Т. А. (1967). Изменение активности фермента, окисляющего индолуксусную кислоту в связи с недостатком микроэлементов в питательной среде. В сб.: Микроэлементы в биосфере и их применение в сельском хозяйстве и медицине Сибири и Дальнего Востока. Улан-Удэ. — Крупникова Т. А. (1970). Изменение количественного содержания флавоноидов у кукурузы, выращенной при различном снабжении бором. Тр. БИН АН СССР, сер. IV, 20. — Крупникова Т. А. (1976). Фенольный состав листьев кукурузы (*Zea mays* L.). Тез. III Всес. симпозиум по фенольным соединениям. Тбилиси. — Крупникова Т. А., Ю. С. Смирнов, М. Я. Школьник. (1975). Влияние бора на активность ауксинооксидазы у растений, отличающихся по потребности в этом элементе. Физиол. и биохим. культ. раст., 7, 6. — Маевская А. Н., Е. А. Троицкая, Н. С. Яковлева. (1976). Действие борного голодания на активность β -глюкозидазы у растений семейства бобовых и злаков. Физиол. раст., 23, 6. — Маштаков С. М., А. П. Волынец, В. Н. Корнелюк. (1971). Флавоноидные агликоны люпина желтого. ДАН БССР, 15, 2. — Маштаков С. М., А. П. Волынец, Н. А. Ламан. (1971). Фенол- и индолкарбоновые кислоты люпина желтого. Физиол. раст., 18, 2. — Минаева В. Г., Т. А. Волхонская, А. Г. Валущкая. (1968). Изучение флавоноидов рода *Vipleurum* L. в связи с их биологической ролью в растениях. Матер. I Всес. симпозиум по фенольным соединениям. М. — Михлин Д. М., П. А. Колесников. (1947). О дыхательных системах растений. Биохимия, 12, 1. — Новиков В. А. (1967). Отношение ячменя к бору в связи с развитием. В кн.: Развитие растений и физиологические мутации. Зап. Ленингр. с.-х. инст., 105. 7. — Пашкарь С. И., Ф. М. Земель, В. В. Школенко, И. Х. Киртова, Т. С. Чалык. (1973). Фенольные соединения и явление цитоплазматической стерильности у кукурузы. Матер. II Всес. симпозиум по фенольным соединениям. Алма-Ата. — Понтович В. Э. (1949). Изменение активности окислительных ферментов (полифенолоксидазы) с возрастом растений. Биохимия, 14, 5. — Середина Л. И. (1974). Активность пероксидазы и полифенолоксидазы в листьях пшеницы, обработанной гербицидами диаметом и диааленом. Научн. тр. Омск. с.-х. инст., 123. — Троицкая Е. А., Т. Б. Батыгина. (1970). Влияние бора на формирование вегетативных и генеративных побегов. Тр. БИН АН СССР, сер. IV. — Троицкая Е. А., Л. И. Драник, М. Я. Школьник. (1971). Фенольный состав листьев подсолнечника при недостатке бора. Физиол. раст., 18, 2. — Турецкая Р. Х., В. И. Кефели, С. А. Саидова. (1969). Действие природных и синтетических ингибиторов на разные формы роста. Физиол. раст., 16. — Харборн Дж. Б. (1968). Фенольные гликозиды и их распространение в природе. В кн.: Биохимия фенольных соединений. М. — Харборн Дж. Б., Н. У. Симмондс. (1968). Распространение фенольных агликонов в природе. В кн.: Биохимия фенольных соединений. — Чигрин В. В., Л. В. Розум. (1969). Изменение фенольного обмена у яровой пшеницы при заражении стеблевой ржавчиной. Физиол. раст., 16, 2. — Школьник М. Я. (1934). О влиянии бора на развитие льна в водных и почвенных культурах. ДАН СССР, 2, 2. — Школьник М. Я. (1935). О необходимости бора для растений. ДАН СССР, 2, 2. — Школьник М. Я. (1967). Физиологическая роль бора у растений. Бот. ж., 52, 2. — Школьник М. Я. (1974). Общая концепция физиологической роли бора. Физиол. раст., 21, 1. — Школьник М. Я., Л. Н. Абышева. (1971). Влияние борной недостаточности на содержание катехинов, лейкоантоцианов и флавонолов в гречихе *Fagopyrum esculentum* Moench. Бот. ж., 56, 5. — Школьник М. Я., Л. Н. Абышева. (1975). Влияние борной недостаточности на содержание ингибитора роста флавонол-3-гликозида и других флавоноидов у томатов. Физиол. и биохим. культ. раст., 7, 3. — Школьник М. Я., В. П. Боженко. (1960). К вопросу о потребности злаков в боре, особой роли этого элемента в плодобразовании и в азотном обмене. Тр. БИН АН СССР,

сер. IV, 14. — Школьник М. Я., Н. Л. Ильинская. (1975). Влияние борной недостаточности на активность глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы у различающихся по степени потребности в боре растений. Физиол. раст., 22, 4. — Школьник М. Я., Т. А. Крупникова, В. Н. Давыдова. (1972). Влияние недостатка бора на содержание оксикоричных кислот в листьях кукурузы. Физиол. раст., 19, 6. — Школьник М. Я., Т. А. Крупникова, Н. Н. Дмитриева. (1964). Влияние борной недостаточности на некоторые стороны обмена ауксинов у подсолнечника и кукурузы. Физиол. раст., 11, 2. — Школьник М. Я., Н. А. Макарова, М. М. Стеклова, Л. Н. Евстафьева. (1956). О причинах особого значения бора в формировании репродуктивных органов, оплодотворения и плодообразования. Физиол. раст., 3, 3. — Школьник М. Я., Е. А. Соловьева-Троицкая. (1962). О физиологической роли бора. 3. К вопросу о причинах особой роли бора в формировании репродуктивных органов и плодообразовании. Бот. ж., 47, 10. — Школьник М. Я., Т. В. Чиркова. (1958). Влияние бора, цинка и молибдена на рост, развитие, углеводный обмен, фотосинтез и направленность окислительно-восстановительных процессов в онтогенезе кукурузы. Тр. БИН АН СССР, сер. IV, 12. — Alexander T. R. (1942). Anatomical and physiological responses of squash to various levels of boron supply. Bot. Gaz., 103 (3) : 475. — Bate-Smith E. C. (1958). Plant phenolic as taxonomic guides. Proceed. Linn. Soc. 169, Session 1956—1957, Part 3 : 198. — Bate-Smith E. C. (1962). Phenolic constituents of plants and their taxonomic significance. J. Linn. Soc. (Bot.) London, 58 : 95. — Bate-Smith E. C. (1965). Recent progress of chemical taxonomy of the phenolic constituents of plants. Mem. Soc. Bot. Fr. : 16—28. — Bate-Smith E. C. (1968). The phenolic constituents of plants and their taxonomic significance. II. Monocotyledons. J. Linn. Soc. (Bot.) London, 60, 383. — Bate-Smith E. C., N. H. Lerner. (1954). Leuco-anthocyanins. 2. Systematic distribution of leuco-anthocyanins in leaves. Biochem. J., 58 : 126. — Bate-Smith E. C., T. Swain. (1967). New leuco-anthocyanins in grasses. Nature, 213, 5080 : 1033. — Bowen G. E., H. G. Gauch. (1966). Nonessentiality of boron in fungi and the nature of its toxicity. Plant Physiol., 41, 2 : 319. — Dear J., S. A. Aronoff. (1965). Relative kinetics of chlorogenic and caffeic acids during the onset of boron deficiency in sunflower. Plant Physiol., 40, 3 : 358. — Dear J. M., S. Aronoff. (1968). The nonessentiality of boron for *Scenedesmus*. Plant Physiol., 43, 6 : 997. — Grossenbacher K. A., B. E. Livingston. (1936). Cryptotrophic malnutrition of *Sorghum* in solution culture. Amer. J. Bot., 23, 9 : 588. — Harborne J. B. (1962). Plant polyphenols. 6. The flavonol glycosides of wild and cultivated potatoes. Biochem. J., 84 : 100. — Lee S. G., S. Aronoff. (1967). Boron in plants: A biochemical review. Science, 158, 3802 : 798. — Lewin J. C. (1966). Boron as a growth requirement for diatoms. J. Phycol., 2, 4 : 160. — Löhnis M. P. (1937). Plant development in the absence of boron. Meded. Landb. Hoogeschool Wageningen, 41, 3 : 1. — MacVicar R., R. H. Burris. (1948). The relation of boron to certain plant oxidases. Arch. Biochem., 17, 11 : 31. — Maier W. C. (1938). Die Notwendigkeit des Bors in der Pflanzen. Berichte Deutsch. Bot. Ges., 96, 1 : 84. — Martin J. P. (1934). Boron deficiency symptoms in sugar cane. Hawaii Planters Rec., 38 : 95. — Mayer A. M., Polyakoff-Mayber. (1963). The germination seeds. — Mendez J., M. D. V. Gesto, A. Warzques, E. Vietes, E. Scoque. (1968). Growth substances isolated from woody cuttings of *Alnus glutinosa* and *Fraxinus excelsior*. Phytochemistry, 7 : 575. — Moewus F. (1950). Zur Physiologie und Biochemie der Selbststerilität bei *Forsythia*. Biol. Zentralbl., 69, 5/6 : 181. — Neumann J., G. Leyrandt, G. Lehongre, J. Lavollay. (1960). Spécificité de l'acide chlorogénique et des flavonoïdes O-diphénoloques comme coenzymes de la polyphénoloxydase de Pomme de terre dans l'oxydation de l'acide ascorbique. Comp. Rend. Acad. Sci., 251 : 309. — Odellien M. (1937). Effect of boron deficiency and boron application on certain crop plants in *Sphagnum* peat with varying calcium content. Meldinger Norges Landbrukshøyskole, 18 : 54. — Perkins M. Y., S. Aronoff. (1956). Identification of the blue fluorescent compounds in boron-deficient plants. Arch. Biochem. Biophys., 64, 2 : 506. — Pollok B. M., R. H. Goodwin, S. Green. (1954). Studies on roots. II. Effects of coumarin-scopoletin and other substances on growth. Amer. J. Bot., 41 : 521. — Rajaratham J. A., J. B. Lowry. (1974). The role of boron on the oil-palm (*Elaeis guineensis*). Ann. Bot., 38, 193. — Rajaratham J. A., J. B. Lowry, P. N. Avadhani, R. H. V. Corley. (1971). Boron: possible role in plant metabolism. Science, 172 : 1142. — Reed H. S. (1947). A physiological study of boron deficiency in plants. Hilgardia, 17, 11 : 377. — Sommer A. L., C. B. Lipman. (1926). Evidence of the indispensable nature of zinc and boron for higher green plants. Plant Physiol., 1, 3 : 231. — Stenlid G. (1968). On the physiological effects of phlorizin, phloretin and some related compounds. Physiologia Plantarum, 16 : 110. — Warrington K. (1923). The effect of boric acid and borax on the broad bean and certain other plants. Ann. Bot., 37 : 629. — Watanabe R., W. Chorney, Y. Skok, S. H. Wender. (1964). Effect of boron deficiency on polyphenol production in the sunflower. Phytochemistry, 3, 3 : 391.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 : 581.9 (47+57)

ПАВЕЛ ДИОНИСЬЕВИЧ ЯРОШЕНКО
(к 70-летию со дня рождения и 50-летию
научно-педагогической деятельности)

A. F. SKRIPCHENKO. PAVEL DIONISYEVICH YAROSHENKO
(TOWARDS 70TH BIRTHDAY AND 50 YEARS OF SCIENTIFIC AND PEDAGOGICAL
ACTIVITY)

Исполнилось 70 лет со дня рождения известного советского геоботаника, заслуженного деятеля науки РСФСР, доктора биологических наук, профессора, члена КПСС, члена Всесоюзного ботанического общества с 1950 г., автора более 100 научных работ (из них 16 книг) Павла Дионисьевича Ярошенко.

П. Д. Ярошенко родился 30 VIII 1906 г. в местечке Агдаш (теперь город) Азербайджанской ССР в семье служащего. Его интерес к ботанике проявился еще в школьные годы. Ботаническими исследованиями он начал заниматься будучи студентом сельскохозяйственного факультета Тифлисского политехнического института, куда он поступил в 1924 г.

П. Д. Ярошенко посчастливилось учиться у выдающегося русского ботаника А. А. Гроссгейма. С первого курса П. Д. становится одним из активнейших членов ботанического научного кружка, которым руководил Гроссгейм.

Начиная со второго курса Ярошенко участвует в экспедициях в Муганскую, Мильскую и Ширванскую степи, а также в Нухинский и Закатальский районы Азербайджана. Целью экспедиций были исследование высокогорных пастбищ и изыскание земель под культуру хлопчатника. Под руководством Гроссгейма П. Д. осваивает методы геоботанических исследований, детально изучает флору и растительность Азербайджана.

В 1928 г. будучи еще студентом он присутствует на III Всесоюзном ботаническом съезде в Ленинграде. Доклады и выступления таких известных советских ботаников, как Н. И. Вавилов, В. Л. Комаров, Л. Г. Раменский, В. Н. Сукачев, В. И. Талиев и другие, произвели на него большое впечатление и укрепили стремление серьезно заняться проблемами бурно развивающейся отрасли ботаники — фитоценологии (или, как стали эту науку тогда называть, — геоботаники).

Обладая исключительной наблюдательностью, аналитическим складом ума, молодой ботаник обратил внимание на то, что растительные сообщества неоднородны по своему строению, мозаичны. Так, еще в студенческие годы родились его мысли о микрогруппировках, положившие начало новому направлению в геоботанике, которое П. Д. успешно развивает вот уже около 50 лет. Свою первую научную работу о микрогруппировках, которая была опубликована в 1931 г. и получила в целом положительные отклики в кругах ботаников, он написал еще студентом. Итогом этих исследований явилась вышедшая в 1970 г. под его редакцией книга «Мозаичность растительных сообществ и их динамика».

После окончания института в 1930 г. П. Д. преподавал в течение двух лет ботанику в Сельскохозяйственном институте в Баку, а затем до 1936 г. работал научным сотрудником Всесоюзного научно-исследова-

тельского института чайного хозяйства (с. Анасеули Грузинской ССР); здесь он детально изучил флору и растительность западных районов Закавказья, провел много интересных наблюдений по сменам растительности во времени.

В закавказский период деятельности П. Д. работал директором Кировоканского ботанического сада (1936—1939 гг.) и заведующим сектором геоботаники и экологии растений Ботанического института Армянского филиала АН СССР, впоследствии Академии наук Армянской ССР (1939—1948 гг.). В это время он становится широко известен в научных ботанических кругах. В 1938 г. он защитил кандидатскую диссертацию, а в 1940 в Московском университете — докторскую диссертацию на тему «Динамика растительного покрова Закавказья», которая затем была опубликована в виде монографии и получила I премию Президиума АН СССР.

Логическим завершением обширных теоретических исследований в области геоботаники явилась его книга «Основы учения о растительном покрове», первое издание которой вышло в 1950 г., второе — в 1953.

Работая в Закавказье, Ярошенко много внимания уделял также практическим вопросам — увеличению продуктивности высокогорных пастбищ, освоению под хлопчатник засоленных почв, культуре чая и лесопосадкам.

С 1948 г. П. Д. заведовал кафедрой высших растений во Львовском университете. Он организовал ряд экспедиций по Карпатам, а впоследствии совместно с В. А. Грабарем опубликовал монографию «Смены растительного покрова Закарпатья», где теоретически обосновано смещение растительных поясов в горах в связи с изменением климата. Особый интерес представило сравнение таких смещений в Карпатах и на южном Кавказе, где вековые изменения климата протекают неодинаково.

Весьма плодотворным явился дальневосточный период научной деятельности П. Д., когда он с 1954 по 1961 г. возглавлял почвенно-ботанический отдел Дальневосточного филиала АН СССР во Владивостоке. В эти годы им самим и под его руководством были проведены широкие геоботанические исследования на Приханкайской и Зейско-Буреинской равнинах, на Сахалине, Курилах, а также в Магаданской области и в низовьях Амура. Были разработаны системы улучшения лугов различных типов. Итогом этих исследований явились книга «Сенокосы и пастбища Приморского края» и ряд научных статей.

П. Д. организовал в 1956 г. в Дальневосточном университете кафедру ботаники, заведовал ею и многие годы читал курсы систематики растений и геоботаники; он подготовил из талантливой молодежи шесть кандидатов наук. Во Владивостоке он написал монографию объемом более 40 печатных листов — «Геоботанику», получившую высокую оценку научной общественности и переизданную за рубежом.

Работая на Дальнем Востоке, Ярошенко, помимо разработки теоретических вопросов науки, уделял много внимания вопросам практическим — улучшению сенокосов и пастбищ, возможности ведения земледелия в зоне вечной мерзлоты на Колыме, на Сахалине и Курильских островах с их своеобразным климатом и почвами и т. д.

С 1961 г., более 10 лет Ярошенко был профессором кафедры ботаники Владимирского педагогического института. Здесь он организовал полное обследование растительного покрова Владимирской области, осуществлял подготовку аспирантов. Во Владимире им изданы цикл лекций «Теоретические вопросы в курсах ботаники для высшей школы» и «Геоботаника» — первый учебник для педагогических институтов, а также «Лекции по биогеографии» и «Общая биогеография». В настоящее время он работает над подготовкой к печати учебника для вузов «Экология».

П. Д. Ярошенко тесно связан с биологами, географами, краеведами, с широкой научной общественностью страны. Он продолжает подготовку кадров и ведет широкую популяризаторскую работу по охране природы и постановке экскурсионного дела. Под его редакцией в 1975 г. вышла

вторая часть «Путеводителя ботанических экскурсий по Владимирской области».

Павлу Дионисьевичу Ярошенко за большой вклад в развитие геоботаники и работу по подготовке кадров в 1974 г. было присвоено почетное звание заслуженного деятеля науки РСФСР.

П. Д. всегда вел также большую общественную и пропагандистскую работу: читал много лекций как член общества «Знание», занимался переподготовкой учительских и сельскохозяйственных кадров.

Его отличают высокая требовательность к себе и к людям, принципиальность, исключительная работоспособность, умение увлечь своими идеями сотрудников, постоянный поиск нового, органическая потребность в работе с талантливой молодежью, в подготовке ее к научно-исследовательской деятельности.

П. Д. Ярошенко находится в расцвете творческих сил, он много работает, хотя и скован тяжелым недугом; он занимается актуальными аспектами современной науки — проблемами биогеографии и экологии, продолжает разрабатывать теоретические проблемы геоботаники. Эта работа проводится в двух направлениях: с одной стороны, изучение мозаичности растительных сообществ, т. е. «молекул» растительного покрова, с другой — изучение динамики зон и поясов. Микрофитоценозы используются им для познания динамики сообществ, что помогает установить динамику зон и поясов. Работая во Владимире, П. Д. организовал в 1968 г. Всесоюзную конференцию по динамике растительности; на ней присутствовало более 150 ботаников нашей страны и было сделано более 100 докладов.

Пожелаем Павлу Дионисьевичу от имени всех коллег, учеников и близких долгих лет жизни и новых творческих успехов.

А. Ф. Скрипченко.

Владимирский государственный
педагогический институт.

Получено 20 IV 1976.

October, 1977

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U.S.S.R.

CONTENTS

	Page
L. I. Malyshev. Criteria of vegetation cover subdivision and the peculiarities of altitudinal zonation in the North Asiatic mountain countries	1393
P. V. Shilin. Development of Late Cretaceous flora of Kazakhstan	1404
I. F. Musayev, G. D. Soskov. On the geography and phylogeny of representatives of the genus <i>Calligonum</i> L.	1415
N. A. Toropova. Development of overgrowth of <i>Mercurialis perennis</i> L. (<i>Euphorbiaceae</i>)	1433
 METHODS OF BOTANICAL RESEARCH	 1441
V. S. Ipatov, L. A. Kirikova. Application of dispersion analysis in studies of connections between vegetation and environment. (1441).	
 NEW TAXA	 1446
A. P. Khokhryakov. Two new species — <i>Saxifraga pseudoajanica</i> Khokhr. (<i>Saxifragaceae</i>) and <i>Dendanthema xeromorphum</i> Khokhr. (<i>Compositae</i>) from the Chersky mountain range (Yakutsk A.S.S.R. and Magadan region). (1446).	
V. P. Botschantzev. The genus <i>Agathophora</i> (Fenzl) Bunge (<i>Chenopodiaceae</i>). (1447).	
 REPORTS	 1453
L. E. Belyaeva, N. S. Fursa, A. A. Smichenko. The embryology of <i>Syrenia cana</i> (Pill. et Mitt.) Neilr. (<i>Brassicaceae</i>). I. Development of embryo and endosperm. (1453). — N. N. Andronova. On the structure of the ovule in <i>Rubiaceae</i> Juss. (1461). — E. I. Demyanova, N. V. Pokataeva. Some facts on gynodioecy in <i>Dianthus acicularis</i> Fisch. (<i>Caryophyllaceae</i>). (1469). — E. G. Shoferistova, V. D. Rabotyagov, V. I. Mashanov. Organogenesis and flowering biology of lavender and lavandine. (1479). — N. V. Lovelius, T. G. Gorelova, V. I. Kuznetsov. The growth of <i>Pistacia vera</i> L. (<i>Anacardiaceae</i>) in Badkhyz during the last 100 years and possibilities for its forecasting. (1491). — V. I. Matveev. On the flowering of duckweeds (<i>Lemnaceae</i>) in waterbodies of Trans-Volga territories. (1498). — V. V. Starikova. Morphologo-anatomical characterization of nutlets of some <i>Rosa</i> species (<i>Rosaceae</i>). (1500). — V. V. Boczantzeva. Chromosome numbers of two species from the family <i>Cruciferae</i> . (1504). — A. D. Bulokhov. Steppe elements in the flora of Bryansk district. (1505). — V. M. Kosykh, M. I. Karasyuk. New species for the flora of the Crimea — <i>Polygonum alpinum</i> All. (<i>Polygonaceae</i>). (1511). — A. A. Schultz. Adventive flora of Riga city. (0000). — A. V. Sulialina. The connection of mountain-tundra community composition with some properties of soils in Khibini mountains. (1523).	
 SURVEYS	 1528
M. Ya. Shkolnik, A. N. Mayevskaya. Distinctions in sensibility to boric deficit in different taxa and their reasons. (1528).	
 ANNIVERSARIES	 1541
A. F. Skripchenko. Pavel Dionisyevich Yaroshenko (towards 70th birthday and 50 years of scientific and pedagogical activity). (1541).	

Л. И. Малышев. Критерии подразделения растительного покрова и особенности поясности в горах Северной Азии	1393
П. В. Шилин. Развитие позднемерзлотной флоры Казахстана	1404
И. Ф. Мусаев, Ю. Д. Сосков. О географии и филологии представителей рода <i>Calligonum</i> L.	1415
Н. А. Торопова. Развитие заросли пролесника <i>Mercurialis perennis</i> L. (<i>Euphorbiaceae</i>)	1433

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ 1441

В. С. Ипатов, Л. А. Кирикова. Применение дисперсионного анализа при исследовании связи растительности со средой. (1441).

НОВЫЕ ТАКСОНЫ 1446

А. П. Хохряков. Два новых вида — *Saxifraga pseudoajanica* Khokhr., сем. *Saxifragaceae* и *Dendranthema xeromorphum* Khokhr., сем. *Compositae* с хребта Черского (Якутская АССР и Магаданская область). (1446). — В. П. Бочанцев. Род *Agathophora* (Fenzl) Bunge (*Chenopodiaceae*). (1447).

СООБЩЕНИЯ 1453

Л. Е. Беляева, Н. С. Фурса, А. А. Смыченко. Эмбриология *Syrenia cana* (Pill. et Mitt.) Neir. (*Brassicaceae*). 1. Развитие зародыша и эндосперма. (1453). — Н. Н. Андропова. О строении семяпочки у *Rubiaceae* Juss. (1461). — Е. И. Демьянова, Н. В. Покатаева. Некоторые данные о гинодиэпии у *Dianthus acicularis* Fisch. (*Caryophyllaceae*). (1469). — Е. Г. Шоферистова, В. Д. Работягов, В. И. Машанов. Органогенез и биология цветения лаванды и лавандина. (1479). — Н. В. Ловелиус, Т. Г. Горелова, В. И. Кузнецов. Рост фиалки *Pistacia vera* L. (*Anacardiaceae*) в Бадхызе за последние 100 лет и возможности его прогнозирования. (1491). — В. И. Матвеев. О цветении рясок (*Lemnaceae*) в водоемах Заволжья. (1498). — В. В. Старикова. Морфолого-анатомическая характеристика орешков некоторых видов *Rosa* (сем. *Rosaceae*). (1500). — В. В. Бочанцева. Хромосомные числа двух видов из сем. *Cruciferae*. (1504). — А. Д. Булохов. Степные элементы во флоре Брянской области. (1505). — В. М. Косых, М. И. Карасюк. Новый вид для флоры Крыма — *Polygonum alpinum* All. (*Polygonaceae*). (1511). — А. А. Шульц. Адвентивная флора города Риги. (1513). — А. В. Сулялина. Связь состава горно-тундровых сообществ с некоторыми свойствами почв в Хибинских горах. (1523).

ОБЗОРЫ 1528

М. Я. Школьник и А. Н. Маевская. Различия в чувствительности к борному дефициту разных таксонов и их причины. (1528).

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ 1541

А. Ф. Скрипченко. Павел Дионисиевич Ярошенко (к 70-летию со дня рождения и 50-летию научно-педагогической деятельности). (1541).

Адрес редакции «Ботанического журнала»:

199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, д. 1. Телефон 218-36-12

Ленинградское отделение издательства «Наука»

Зав. редакцией М. П. Тулина. Технический редактор Г. А. Смирнова

Корректоры М. А. Алексеева, Л. Я. Комм и Л. А. Привалова

Сдано в набор 6/VI 1977 г.

Подписано к печати 6/Х 1977 г.

Формат бумаги 70×108¹/₁₆.

Печ. л. 9¹/₂+2 вкл. (1/4 пл.)=13.65 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 15.80. Тип. зак. 530.

М-26518. Тираж 2591.

1 р. 50 к.

Индекс
70056

196 70056

ГРОМОВА 12 КВ 41

ЦВЕЛЕВУ

2 1-12